Versuch einer histologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Papilionaceae

von

Dr. Emma Jacobsson-Stiasny.

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Juli 1913.)

Da die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der *Papilionaceae* sehr ungeklärt sind und sich diesbezüglich nur wenige Angaben finden, war es Absicht dieser Untersuchung, die in der Literatur niedergelegten histologischen Resultate zusammenzustellen und systematisch zu ordnen, um das auf diese Weise gewonnene Bild der Verwandtschaftsverhältnisse mit den Darstellungen zu vergleichen, die auf Grund morphologischer Merkmale gegeben worden sind. Doch kann die vorliegende Arbeit nur ein kleiner Versuch sein. Sie war einerseits dadurch behindert, daß die Verhältnisse des Vorkommens der untersuchten Arten nicht bekannt waren und es sich daher in vielen Fällen nicht entscheiden ließ, ob ein gegebenes Merkmal rein taxonomisch oder ökologisch sei, sie war andrerseits vor allem dadurch sehr gehemmt, daß für bestimmte Gruppen die Zahl der untersuchten Formen unzureichend ist und ein ganz konsequenter Vergleich der gewählten Merkmale auch oft nicht durchgeführt werden konnte, weil manche Angaben fehlen. Zu endgültigen Resultaten könnte man daher erst auf Grund umfassender und eingehender Detailuntersuchungen gelangen. Die vorliegende Arbeit vermag dagegen nur Gesichtspunkte zu geben, die einer Nachprüfung bedürfen.

Die *Papilionaceae* sind xylotomisch vor allem durch Saupe, embryologisch in zahlreichen Einzeluntersuchungen, insbesondere aber in einer umfassenden Arbeit von Guignard, anatomisch von Solereder und seinen Schülern behandelt worden.

Diese anatomischen Arbeiten sind deskriptiv, sie beschreiben sämtliche Charaktere von Blatt und Stamm oder das Blatt allein, manchmal auch den reifen Samen. Ohne zu beabsichtigen, ein Bild der phylogenetischen Beziehungen zu geben, ist es außer der vollständigen anatomischen Beschreibung doch vor allem ihr Zweck, die Triben voneinander abzugrenzen. Während wir aber in diesen Arbeiten diejenigen Merkmale stets betont finden, welche die gesamten Papilionaceen von anderen Leguminosen unterscheiden oder allen Leguminosen gemeinsam sind, werden jene Merkmale nie aus der großen Zahl aufgezählter Eigenschaften hervorgehoben, welche die oft behauptete gute Abgrenzung der Triben verursachen. Da nun eine Unzahl von Merkmalen angeführt werden, die von Art zu Art oder von Gattung zu Gattung wechseln, wird ein Überblick ganz unmöglich und man kann bei einfacher Lektüre dieser Abhandlungen nicht erkennen, ob die einzelnen Papilionaceentriben auch wirklich, wie behauptet, anatomisch voneinander abzugrenzen sind. Um in dieser Frage klar zu sehen, ist es notwendig, aus der großen Zahl von Eigenschaften diejenigen herauszulösen, welche innerhalb größerer Gruppen konstant sind, die Form ihres Auftretens bei den verschiedenen Triben zu vergleichen, die anderen Merkmale aber, die stark variieren, bei dieser Betrachtung auszuschalten. Nur so wird es sich feststellen lassen, ob die Triben der *Papilionaceae* wirklich anatomisch charakterisiert und voneinandet abzugrenzen sind oder ob ihre Verwandtschaft so groß ist, daß eine Trennung in Gruppen auf Grund anatomischer Charaktere unmöglich erscheint. Wenn man sich aber bei dieser Untersuchung auch im Sinne dieser letzteren Anschauung entscheiden sollte, so wird man doch eine sterile Form auf Grund einzelner anatomischer Charaktere im System richtig einreihen können, doch hat dies mit der Frage nach der Möglichkeit einer Abgrenzung der Triben nicht das geringste zu tun und kann keineswegs als Beweis dafür gelten, daß dieselben anatomisch charakterisiert sind. Es werden sich wohl jedenfalls in einzelnen Gattungen und Gattungsgruppen isoliert auftauchende Merkmale, wie bestimmte Haarformen oder Sekretbehälter, finden, in deren Vorkommen man einen deutlichen Hinweis auf phylogenetische Zusammen-

gehörigkeit ersehen kann. Dies wird jedoch nicht weniger der Fall sein, wenn sich die Triben klar voneinander sondern lassen als wenn sie anatomisch nicht zu trennen sind, so daß ihr diesbezügliches Verhalten zu keinen weiteren Schlußfolgerungen berechtigt.

Es ergibt sich daher aus dem Gesagten, daß diese Arbeiten, welche selbst schon eine Umgrenzung der Gruppen geben wollten, in ihrer augenblicklichen Fassung wohl viel Material zur Erreichung dieses Zieles, jedoch kein klares Bild der Verhältnisse liefern. Wenn aber eine solche Abgrenzung bei einer entsprechend kritischen Auswahl der Eigenschaften auch tatsächlich durchgeführt sein wird, kann sie nur als eine wichtige Vorarbeit für eine phylogenetische Behandlung betrachtet werden, weil sie nur einen Teil des für dieselbe notwendigen Materials liefert. Während man, wenn es sich darum handelt, die Triben voneinander abzugrenzen, vor allem diejenigen Merkmale betrachten muß, die isoliert oder bei verschiedenen Entwicklungsreihen in verschiedener Form auftreten, sind für eine phylogenetische Darstellung auch diejenigen Merkmale notwendig, die sich bei den untersuchten Formenkreisen in gleicher Weise finden und die eventuell eine Verbindung nahverwandter Gruppen herstellen können. Eine phylogenetische Betrachtung setzt daher die Anwendung einer bedeutend größeren Zahl von Eigenschaften voraus. Auch bei dieser Untersuchung ist jedoch die Wahl der Merkmale von größter Bedeutung und kann zu einer gefährlichen Fehlerquelle werden. Diese Schwierigkeit ist ganz prinzipieller Natur. Sie besteht vor allem darin, daß ein und dasselbe anatomische Merkmal nicht für alle Formenkreise von systematischem Werte ist. Man sieht sich daher gezwungen, die gewählten Eigenschaften erst auf ihre systematische Bedeutung für jede einzelne bearbeitete Familie neu zu prüfen. Dieser Beobachtung haben bereits Solereder und Westermaier Ausdruck gegeben. Durch diese Feststellung wird auch die ganz verschiedenartige Beurteilung verständlich, die der systematische Wert ein und desselben Merkmals durch Beobachter verschiedener Formenkreise gefunden hat. Während Saupe z. B. betont, daß das Vorkommen, respektive das Fehlen von Tracheiden entschieden von systematischer Bedeutung sei,

behauptet Solereder, daß dem Vorkommen oder Fehlen von Tracheiden und Ersatzfasern, entsprechend ihrer Funktion als physiologische Übergangsformen, nur geringer systematischer Wert zukomme. In diesem Sinne ließen sich zahlreiche Beispiele anführen. Wenn es aber auch Merkmale geben sollte, die in gleicher Weise für alle Formenkreise systematisch wertvoll sind, und wenn dieselben durch eine große vergleichend-anatomische Arbeit festgestellt wären, so würde ihre geringe Zahl wohl doch nur zu einer Charakterisierung weiter Formenkreise führen und man müßte auf eine anatomische Umgrenzung der Gattungen verzichten. Die Wahl der Eigenschaften bietet aber auch dann große Schwierigkeiten, wenn man von diesem Bedenken, daß die gewählten Merkmale von absoluter systematischer Bedeutung sein müssen, absieht. Eine solche Schwierigkeit liegt z. B. in der Forderung, nur taxonomische Merkmale für systematische Zwecke zu verwenden. Wenn man diese Forderung aufstellt, so ist es vor allem notwendig, die Eigenschaften in diesem Sinne richtig zu beurteilen, d. h. die taxonomischen von den ökologischen Merkmalen klar zu unterscheiden. In manchen Fällen haben sich jedoch Merkmale als ökologisch erwiesen, die als solche keineswegs unmittelbar zu erkennen waren. So hat Benecke gefunden, daß die Anzahl der Nachbarzellen beim Spaltöffnungsapparat wohl scheinbar ein taxonomisches Merkmal bilde, in Wirklichkeit aber von den Feuchtigkeitsverhältnissen beeinflußt werde, also ein ökologisches Merkmal darstellt. Während hier also ein ausgesprochen ökologisches Merkmal fälschlich als taxonomisch gedeutet wurde, finden sich auch zahlreiche Fälle, wo ein und derselbe Charakter, wie z. B. Gerbstoffgehalt in manchen Triben als taxonomisches, in anderen als ökologisches Merkmal beurteilt werden muß. Zu einer richtigen Auffassung des jeweiligen systematischen Wertes kann in jedem einzelnen Falle nur ein genauer Vergleich des Standortes und der anatomischen Verhältnisse verhelfen. Aber auch bei gegebenen ökologischen Bedingungen ist die Beurteilung dieses Merkmales nur gewissermaßen im negativen Sinne eindeutig bestimmt. Wenn man nämlich ein als xerophytisch bekanntes Merkmal, wie z. B. Gerbstoffgehalt bei Formen feuchter Stand-

orte, wie bestimmten *Phaseoleae*, findet, so ist wohl der Schluß gestattet, daß man es hier mit einem taxonomischen Merkmal zu tun hat. Dagegen ist eine richtige Beurteilung in den Fällen schwieriger, wo ein Merkmal sich in Verhältnissen findet, die es biologisch erklären könnten. Man ist dann leicht geneigt, ihm nur eine ökologische Bedeutung beizumessen und jeden taxonomischen Wert auszuschalten. Trotzdem müßte hier wohl eigentlich erst in jedem Einzelfall experimentell untersucht werden, wie weit sich hier tatsächlich der direkte Einfluß der Umgebung geltend macht und wie weit man es doch mit einem taxonomischen, fixierten Merkmale zu tun hat. Eine weitere Schwierigkeit anatomisch-systematischer Forschung besteht ferner darin, daß die Gruppierungen nach verschiedenen Merkmalen sich nicht decken. Dies ist jedoch nur ein scheinbarer Einwand gegen die Methode und erscheint in Anbetracht dessen naturgemäß, daß die Entwicklung ein und desselben Merkmals oft nicht geradlinig, sondern im Zickzack erfolgt, weil es innerhalb einer Formenreihe zuerst eine Steigerung, dann eine Reduktion erfahren kann. So werden Formen verschiedener Entwicklungsstufen einander bezüglich dieses Merkmals gleichwertig erscheinen und ein Schluß auf Grund dieser Eigenschaft allein würde zu vollkommen falschen Ergebnissen führen. Diese Fehlerquelle kann man nur durch Anwendung einer großen Zahl von Merkmalen umgehen. Zu diesem Zwecke ist es notwendig, nicht nur innerhalb einer Disziplin möglichst zahlreiche Eigenschaften herbeizuziehen, sondern auch die Resultate verschiedener Disziplinen zu vereinigen.

Aufgabe dieser Arbeit ist es nun, die *Papilionaceae* in diesem Sinne zu bearbeiten, d. h. die in der Literatur niedergelegten histologischen Befunde zu ordnen und die sich daraus ergebenden systematischen Beziehungen mit den Resultaten anderer Disziplinen zu vergleichen. Da erscheint es nun vor allen Dingen notwendig, die Bedeutung der verschiedenen in Anwendung gebrachten Merkmale zu beleuchten.

Eine Betrachtung der anatomischen Eigenschaften zeigt, daß ebenso wie für viele andere Familien so auch für die *Papilionaceae* sowohl die Form als auch die Verbreitung der Haarbildungen von großem systematischen Wert ist.

Vor allem erscheinen hier die dreizelligen Deckhaare auffällig, die allen Papilionaceen gemeinsam sind und den dreizelligen Deckhaaren der *Mimosaceae* und *Caesalpiniaceae* entsprechen. Auch das Vorkommen von Drüsenhaaren ist von großer systematischer Bedeutung. Was den Besitz derselben betrifft, zeigen die verschiedenen Gruppen ein ganz verschiedenes Verhalten. Während sie nämlich den Sophoreen und Podalyrieen vollkommen fehlen, bei der großen Zahl untersuchter Genisteen auf zwei, bei den Loteen auf eine einzige Gattung beschränkt auftreten, finden sie sich bei den Hedysareen bereits in einer ganzen Subtribus, nämlich den Desmodieen, sind ferner bei den Dalbergieen schon häufig, bei den Vicieen, Phaseoleen und Trifolieen sogar ausnahmslos vorhanden. Ihre Form ist verschieden, doch für Gattungen und Gattungsgruppen konstant. Sie ist stets aus dem dreizelligen Deckhaare abzuleiten. Diese Teilungen erfolgen quer oder parallel zur Achse des Haares und können entweder nur in der Hals- oder in der Terminalzelle oder in beiden stattfinden. Auf diese Weise ergeben sich verschiedene Formen, deren Ausbildung und Verbreitung sich folgendermaßen darstellt. Bei den Dalbergieen finden sich mehrere Drüsenarten. Die eine Form besitzt einen acht- bis zwölfzelligen Stiel, der eine einzige etwas größere Zelle trägt, die zweite Form zeigt einen etwas kürzeren, aus zwei bis fünf Zellen zusammengesetzten Stiel und endigt in ein keulenförmiges Köpfchen. Außerdem kommen kleine, niedrige, in der Fläche ausgebreitete, schildförmige Drüsen vor. Bei den Phaseoleen finden sich zumeist Drüsen, die mit der zweiten, bei Dalbergieen geschilderten Drüsenart große Ähnlichkeit haben, sich aber durch den Stiel unterscheiden, der hier nur aus einer Zelle gebildet erscheint. Das Köpfchen, das an diesem Stiel sitzt, ist meist klein, kann aber in seltenen Fällen auch zu einer Blase werden. Bei der Subtribus der Cajaneen finden sich auch noch die sogenannten Zwiebelhaare, die aus einer zwiebelartigen, der Basis aufsitzenden Anschwellung und einem langen Hals bestehen. Die Vicieen zeigen eine gleichartige Drüsenform, die stets einen kurzen Stiel aufweisen, bei *Cicer* aber langgestielt sind. Die Galegeen weisen ganz verschiedenartige Drüsen auf, die wohl nur zur Artcharakteristik, nicht aber zur Gattungs-

begrenzung verwendet werden können, einen systematischen Wert aber insofern besitzen, als für bestimmte Artgruppen innerhalb verschiedener Gattungen die Drüsenform konstant ist. Diese Drüsen weisen einen längeren einreihigen Stiel mit einem flachgedrückten Köpfchen auf wie bei Arten der Gattungen *Harpalyce*, *Petteria*, *Brogniartia* und *Glycyrrhiza* oder sie sind kurzgestielt, und zwar entweder wie bei den *Tephrosieae*, ferner *Psoralia*, *Mundulea* und *Olneya* mit einem sackkeulenförmigen oder wie bei *Indigofera*-Arten mit einem runden Köpfchen ausgestattet. Unter allen Hedysareen sind nur sieben zu den Desmodieen gehörige Gattungen durch den Besitz von Drüsen ausgezeichnet. Diese bestehen aus drei bis sechs Zellen, welche einen Stiel und ein deutlich von diesem abgegrenztes Köpfchen bilden. Die Trifolieen dagegen entwickeln stets Drüsenhaare, die vielzellig und sehr klein sind, aus einem ein- bis zweizelligen Stiel und einem keulenförmigen Köpfchen bestehen. Nur einige *Ononis*- und drei *Medicago*-Arten weisen große langgestielte Drüsen auf.

Diese Übersicht zeigt, daß sich auch bei den Papilionaceen in Form und Verbreitung der Drüsenhaare verwandtschaftliche Beziehungen aussprechen. Sie zeigt, daß sich innerhalb der ganzen Familie eine deutliche Tendenz zur Vermehrung der Drüsenhaare beobachten läßt, die insbesondere von den Dalbergieen zu den Vicieen und Phaseoleen zu einem konstanten Auftreten führt, sich aber auch innerhalb der Hedysareen und Galegeen, und zwar hier bei den Desmodieen und Psoraleen, die den Phaseoleen, respektive den Dalbergieen am nächsten stehen, ganz allgemein geltend macht, in gleicher Weise auch bei den Trifolieen auftritt. In der Haarform stimmen die Phaseoleen und Vicieen überein, nur *Cicer* erinnert in seinen langgestielten Drüsen an die Dalbergieen, von welchen diese Gattung auch wahrscheinlich abzuleiten ist. Unter den Trifolieen zeigen drei *Medicago*- und mehrere *Ononis*-Arten, die letzteren im Einklang mit ihrem auch anderweitig in anatomischer Hinsicht abweichenden Verhalten, langgestielte Drüsenhaare.

Die Hedysareen allein sind durch das Auftreten mehrzellreihiger fadenförmiger Zottenhaare ausgezeichnet, die sich aber auch hier nur bei drei nahverwandten Subtriben, den Stylosantheen, Adesmieen und Aeschynomeneen, finden, so

daß diesem Merkmal entschieden ein systematischer Wert zuzukommen scheint.

Eine ähnliche Haarbildung, die er Ankerzotten nennt, konnte Vogelsberger auch bei *Cranocarpus* nachweisen, einer Gattung, die er auf Grund anderer anatomischer Verhältnisse bereits von den Desmodieen zu den Stylosantheen gestellt hat. Als eine auffallende Epidermisbildung erscheinen ferner die Hakenhaare, die sich bei den Phaseoleen, und zwar bei drei Gattungen der Subtribus der Glycineen, ferner bei den nahverwandten Gattungen *Canavalia* und *Phaseolus* finden. Es dürfte sich daher wohl auch in dem gemeinsamen Besitz dieser Haarbildung innerhalb der Phaseoleen eine Verwandtschaft aussprechen. Auffallend ist ferner, daß diese Hakenhaare sonst unter allen Papilionaceen nur bei den Desmodieen wieder auftreten, die auch auf Grund anderer anatomischer Merkmale den Phaseoleen sehr nahe zu stehen scheinen. Sie finden sich hier bei allen Gattungen mit Ausnahme von *Lespedeza*, ferner bei *Cranocarpus* und *Hallia*, zwei Gattungen, deren Zugehörigkeit zu den Desmodieen auch infolge anderer anatomischer Verhältnisse fraglich erscheint. Ganz isoliert tritt ferner bei den Sophoreen und Dalbergieen eine Haarbildung auf, die gleichsam wieder einen Ausdruck für die nahe Verwandtschaft dieser Gruppen bilden. Es sind dies Haare mit bulböser Basis, die mit dem Grundteil tief in die Epidermis eingesenkt sind und an diesem eine reiche und enge Querfächerung durch niedrige Zellen aufweisen. Sie sind bei vier Gattungen der Dalbergieen und einer Sophoree beobachtet worden.

Von großer systematischer Bedeutung scheint auch die Zahl der die Schließzellen umgebenden Nachbarzellen zu sein. Benecke hat zwar nachgewiesen, daß dieses Merkmal von den Feuchtigkeitsverhältnissen in dem Sinne beeinflußt werde, daß bei Formen trockener Standorte zwei Nebenzellen, bei Formen feuchter Standorte dagegen zahlreiche Nachbarzellen zur Entwicklung kommen. Bei den Papilionaceen dürfte diese Eigenschaft jedoch schon fixiert sein. Wenn sie aber auch noch bei dieser Familie ein biologisches Merkmal darstellt, was erst der genaue Vergleich des Standortes mit den anatomischen Verhältnissen ergeben könnte, so ist sie trotzdem von großer

Bedeutung für systematische Zwecke. Als Stütze dieser Behauptung mögen die Trifolieen dienen, die von xerophytischen Merkmalen wohl niemals Gerbstoff und Verschleimung aufweisen, dagegen stets zahlreiche Nebenzellen entwickeln. Es würde nun ebenso charakteristisch und systematisch wertvoll erscheinen, wenn hier für den Fall des Vorkommens auf trockenem Standorte gerade das Merkmal zahlreicher Nebenzellen auftritt, während die Pflanze trotz dafür gegebener Außenbedingungen nicht die Fähigkeit hat, Verschleimung und Gerbstoff zu bilden, wie wenn bei Vorkommen auf feuchtem Standort dieses im allgemeinen xerophytische Merkmal hier trotz der Außenbedingungen fixiert zur Entwicklung gelangen würde. Ein Überblick über die Zahl der Nachbarzellen bei den Papilionaceen ergibt nun folgende Verhältnisse. Von den Sophoreen besitzen nur vier ganze Gattungen und einzelne *Sweetia*-Arten zwei Nebenzellen, bei den Dalbergieen treten mit Ausnahme zweier Gattungen, bei den Phaseoleen stets ohne alle Ausnahme zwei Nebenzellen auf. Bei den Podalyrieen sind sie selten beobachtet worden, finden sich auch nur bei einer einzigen Genistee, unter den Galegeen nur bei *Psoralea*, ferner bei allen Desmodieen und vier anderen nach Bentham und Hooker nahverwandten Hedysareengattungen, unter den Vicieen nur bei wenigen *Cicer*-, *Lens*- und *Lathyrus*-Arten. In allen anderen Fällen, also bei den meisten Sophoreen, Podalyrieen, fast allen Genisteen, allen Trifolieen und Loteen, den meisten Galegeen, Hedysareen und Vicieen treten dagegen zahlreiche Nachbarzellen auf.

Diese Übersicht zeigt wohl deutlich, daß sich in der Zahl der Nachbarzellen verwandtschaftliche Beziehungen ausdrücken. Unter den Sophoreen weisen vier Gattungen, die sich auch sonst in anatomischen Merkmalen den Dalbergieen verwandt zeigen, ebenso wie diese Tribus selbst zwei Nebenzellen auf. Die den Dalbergieen so nahestehenden Phaseoleen zeigen bereits eine vollkommene Konstanz in der Ausbildung der Nebenzellen. *Psoralia* und die Desmodieen, die auch auf Grund anderer anatomischer Merkmale den Dalbergieen, respektive den Phaseoleen am nächsten verwandt erscheinen, stellen außer vier Hedysareengattungen die einzigen Vertreter dieser

Tribus dar, die sich durch den Besitz zweier Nebenzellen auszeichnen. Während bei den Podalyrieen ebenso wie bei den Sophoreen noch in manchen Fällen zwei Nebenzellen ausgebildet werden, finden sie sich nur bei einer einzigen Genisteenart, bei den Trifolieen überhaupt nicht mehr vor. Bei den Vicieen sind einige *Lens*- und *Lathyrus*-Arten, ferner *Cicer*, eine Gattung, die auch sonst zahlreiche ursprüngliche Merkmale besitzt, durch das Vorkommen zweier Nebenzellen ausgezeichnet. Dagegen zeigt die ganze Tribus der Vicieen durch Ausbildung zahlreicher Nebenzellen in dieser Hinsicht eine ganz andere Entwicklung wie die *Phaseoleae*, ein Verhalten, das in diesem Falle nicht als ursprünglich, sondern vielleicht als sekundäres Wiederauftreten erscheinen dürfte.

Ein weiteres Merkmal, dessen Konstanz für große Verwandtschaftsgruppen und dessen hervorragende systematische Verwertbarkeit für viele Familien bereits anerkannt wurde, ist das Vorkommen und die Ausbildung der inneren Sekretionsorgane. Eine gleiche Bedeutung scheint diesem Merkmal auch bei den Papilionaceen zuzukommen. Die inneren Drüsen treten hier in zwei verschiedenen Formen auf, die miteinander durch Übergangsstufen verbunden sind. Die ursprüngliche Art dieser Sekretionsorgane bilden schizogene interzellulare Sekreträume, die von einer Schichte glatten, lückenlosen Epithels umkleidet sind. Diese Epithelzellen können nun in lockerem Verband bleiben oder zu langen, fingerförmig in den Sekretraum frei endigenden Papillen ausgezogen werden, wie bei *Piscidia erythrina*, oder endlich wie bei *Derris* und *Lonchocarpus* auseinanderweichen, so daß die Sekretmassen zwischen diesen Epithelzellen zu liegen kommen. Diese Art innerer Sekretionsorgane finden sich außer bei den beiden genannten Dalbergieen nur noch bei *Milletia* und *Anthyllis*. Weylandt glaubte nun in der gleichartigen Ausbildung der Interzellularen einen Hinweis dafür zu sehen, daß *Milletia* von den Galegeen auszuschließen und zu den Dalbergieen nahe zu *Derris* und *Lonchocarpus* zu stellen sei und fand diese auch von Bentham und Hooker angedeutete Verwandtschaft durch einen Vergleich der exomorphen Verhältnisse bestätigt. Da jedoch zwischen den Dalbergieen und den Galegeen eine nahe Beziehung zu bestehen

scheint, ist diese Umstellung nicht so bedeutungsvoll und man könnte *Milletia* wohl ebensogut als Bindeglied zwischen den Tephrosieen und den Dalbergieen auffassen. Außer bei diesen drei Gattungen finden sich die charakteristischen Sekretionsorgane nur noch bei *Anthyllis*, eine Tatsache, die Schmid erwähnt, ohne systematische Vermutungen daran zu knüpfen. In dem gemeinsamen Besitz so isoliert auftretender Sekretionsorgane scheint sich jedoch die nahe Verwandtschaft der Dalbergieen und Loteen auszusprechen. Während diese von besonderen Epithelzellen umklammerten Harzmassen sich nur bei den vier genannten Gattungen finden, weisen die von lückenlos aneinanderschließenden Epithelzellen gebildeten Sekreträume eine etwas größere Verbreitung auf. Sie finden sich unter den Sophoreen bei *Myroxylon* und *Myrospermum*, unter den Dalbergieen bei vier ganzen Gattungen und einzelnen Arten, unter den Hedysareen bei *Poiretia*, *Amicia* und *Zornia*, ferner bei allen Psoralieen. Auch in diesen Fällen scheint das Vorkommen der Sekretionsorgane ein Hinweis für verwandtschaftliche Beziehungen zu sein. Unter allen Genisteen konnte nur bei einer Gattung, *Goodia*, der Besitz interzellularer Sekreträume nachgewiesen werden, doch hat Schroeder, durch diese Beobachtung angeregt, einen Vergleich der exomorphen Verhältnisse vorgenommen und die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Galegeen festgestellt. So hat sich auch in diesem Fall der hohe systematische Wert dieses Merkmals erwiesen. Die Genisteen erscheinen daher ebenso wie die ganzen Podalyrieen, Trifolieen, Vicieen, Phaseoleen und die ganzen Galegeen mit Ausschluß der Psoralieen durch das vollkommene Fehlen innerer Sekretionsorgane charakterisiert, während dieselben bei den Sophoreen, Loteen und Hedysareen selten, bei den Psoralieen und vor allem bei den Dalbergieen konstant sind.

Von großer Bedeutung für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen erscheint bei den Papilionaceen auch die Holzstruktur. Saupe hat dieselbe von diesem Gesichtspunkte aus bereits in vorzüglicher Weise bearbeitet und die einschlägigen Resultate Solereder's und seiner Schüler stehen mit seinen xylotomischen Befunden im Einklang. Die von

Übersicht über die Verteilung der inneren Sekretionsorgane.

Sophoreen

Sekretzellen in der Epidermis.
Schizogene Sekreträume mit lückenlos glattem Epithel im Mesophyll.

Podalyrieen

0

Genisteen

0
(nur bei *Goodia*, die aus der Tribus auszuscheiden ist).

Trifolieen

0

Loteen

Sekretmassen mit Klammerzellen wie bei den Dalbergieen: *Anthyllis*.

Dalbergieen

Schizogene Sekreträume mit lückenlos glattem Epithel im Mesophyll.
Schizogene Sekreträume mit fingerig papillösem Epithel im Mesophyll.
Sekretmassen, die von einer unvollständigen Hülle von Klammerzellen umgeben sind im Mesophyll.

Hedysareen

Schizogene Sekretlücken:
Poiretia
Amicia
Zornia.

Epidermoidale Sekretzellen:
Zornia.

Galegeen

Sekretlücken: Subtribus der Psoralieen.
Sekretzellen: *Tephrosia* und *Mundulea*.
Sekretmassen mit Klammerzellen wie bei den Dalbergieen: *Millettia*.

Phaseoleen

0

Vicieen

0

Saupe auf Grund dieser Merkmale vorgenommene systematische Gliederung der Papilionaceen stimmt mit der Einteilung von Bentham und Hooker überein. Von systematischer Bedeutung erscheint vor allem das Fehlen, respektive das Vorkommen der Tracheiden, das Bild des Markstrahls im Tangentialschnitt und seine Breite, während die Höhe des Strahlenparenchyms, die Weite und Verdickungsweise der Gefäße und die Tüpfelgröße systematisch nicht verwertbar sind.

Was das Vorkommen oder das Fehlen der Tracheiden betrifft, so zeigen die Arten einer Gattung ausnahmslos das gleiche Verhalten; es drückt sich in diesem Mangel aber nicht nur die Zusammengehörigkeit der Arten einer Gattung, sondern auch die Verwandtschaft benachbarter Gattungen aus. So kommt z. B. die Zusammengehörigkeit der nach Bentham und Hooker nahverwandten Gattungen *Psoralea*, *Amorpha* und *Indigofera* auch in dem gemeinsamen Fehlen von Tracheiden zum Ausdruck, während sich die nahe Verwandtschaft von *Wistaria*, *Robinia* und *Sabinea* auch wieder im konstanten Vorkommen von Tracheiden ausdrückt. Ein kurzer Überblick zeigt, daß die Tracheiden bei einer großen Zahl von Sophoreen, allen Podalyrieen und vier nahverwandten Genisteen, ferner bei der ganzen Gruppe der Dalbergieen und Phaseoleen und drei verwandten Galegeen fehlen. Dagegen sind vier einander nahestehende Sophoreen, elf zum Teil nahverwandte Genisteen, *Ononis*, die einzige in dieser Hinsicht untersuchte Trifoliee, ferner sämtliche Loteen und Hedysareen und drei zusammengehörige Gattungen der Galegeen durch den Besitz von Tracheiden ausgezeichnet.

So spricht sich in der Verteilung dieses Merkmals wohl deutlich die systematische Verwandtschaft der Triben aus. Wenn man aber theoretisch voraussetzen möchte, daß dem Verschwinden von Holzpflanzen und dem Auftreten holziger Formen in einer Entwicklungsreihe eine Verminderung der Tracheiden und eine relative Vermehrung der Gefäße parallel gehen müsse, so wie es bei der Entwicklung von den Gymnospermen zu den Angiospermen der Fall war, so scheint dieser allgemeine Schluß nicht berechtigt. Die Formen verschiedener Entwicklungsreihen zeigen hierin ein ganz verschiedenes Ver-

halten. Während Tracheiden sich z. B. bei den Phaseoleen niemals finden, sind sie bei Loteen und Hedysareen stets vorhanden.

Wenn man nun die Markstrahlbreite als zweites xylotomisches Merkmal zur Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen herbeizieht, so findet man, daß, soweit untersucht, die aus diesem Merkmal resultierenden systematischen Beziehungen sich mit denjenigen decken, die aus dem Vorkommen oder Fehlen der Tracheiden abgeleitet werden, daß diejenigen Gattungen und Triben, die im Besitz der Tracheiden übereinstimmen, auch das gleiche Markstrahlbild zeigen. Von den Sophoreen weisen, soweit untersucht, nur die drei Gattungen, die auch in dem Vorkommen von Tracheiden und anderen anatomischen Merkmalen übereinstimmen, nebst der Gattung *Edwardsia* breite Markstrahlen auf. Während sich bei den Podalyrieen dagegen stets schmale Markstrahlen finden, zerfallen die Genisteen in zwei Gruppen, deren eine breite, die andere schmale Markstrahlen aufweist. Von den Genisteen ist nur *Ononis* in dieser Hinsicht untersucht, eine Gattung, die breite Markstrahlen besitzt. Während die Dalbergieen, Phaseoleen und Vicieen, soweit bearbeitet, stets schmale, die Loteen stets breite Markstrahlen zur Entwicklung bringen, verhalten sich die Galegeen verschieden, indem drei nahverwandte Triben, *Psoralea*, *Indigofera* und *Amorpha*, schmale, drei andere zusammengehörige Triben, *Robinia*, *Sabinea* und *Wistaria*, breite Markstrahlen aufweisen. Alle Hedysareentriben mit Ausnahme der Coronilleen und Euhedysareen bilden fast durchwegs schmale Markstrahlen aus.

Das dritte xylotomische Merkmal, dessen große systematische Bedeutung Saupe hervorhebt, ist das Bild des Markstrahls im Tangentialschnitt, das entweder nur gleichartige oder zweierlei Zellen aufweist. Während sich bei den Sophoreen, Podalyrieen, Genisteen und Hedysareen eine Differenzierung der Zellen findet, ist bei Phaseoleen, Dalbergieen und Loteen immer nur eine Zellart vorhanden. Bei den Galegeen dagegen weisen drei einander auch sonst nahestehende Formen im Tangentialschnitt nur einerlei, andere zusammengehörige zweierlei Zellen auf.

Wenn man nun diese drei xylotomischen Merkmale, das Vorkommen von Tracheiden, die Breite des Markstrahls und sein Bild im Tangentialschnitt, zusammenfaßt und ihre Verteilung bei den Papilionaceen vergleicht, so ergeben sich auffallende Beziehungen. Unter den Sophoreen weisen drei auch in anderen anatomischen Merkmalen übereinstimmende Gattungen Tracheiden, breite Markstrahlen und das gleiche Bild des Tangentialschnittes auf, wie es sich bei einer Gruppe der Genisteen findet. Dagegen zeigen die anderen Sophoreen, die Podalyrieen und eine andere Gruppe der Genisteen wieder die gleichen Verhältnisse, indem sie nämlich niemals Tracheiden entwickeln und stets schmale Markstrahlen ausbilden, die im Tangentialschnitt zweierlei Zellen aufweisen. Die Dalbergieen stimmen in der Breite der Markstrahlen und im Fehlen der Tracheiden mit diesen Sophoreen überein, unterscheiden sich aber von ihnen durch das Bild des Tangentialschnittes, der nur einerlei Zellen aufweist. Die Loteen besitzen dagegen stets Tracheiden und breite Markstrahlen, die im Tangentialschnitt nur aus einer Zellart zusammengesetzt erscheinen; sie unterscheiden sich daher von der zweiten Gruppe der Genisteen nur durch das Bild des Tangentialschnittes. Die Hedysareen entwickeln stets Tracheiden und schmale, aus zweierlei Zellen aufgebaute Markstrahlen. Nur die Euhedysareen und Coronilleen zeigen verhältnismäßig öfter breitere Markstrahlen und erscheinen in dieser Hinsicht unter allen Hedysareen den Loteen am nächsten verwandt, sind von diesen jedoch durch das Markstrahlbild im Tangentialschnitt verschieden. Die Galegeen sind im xylotomischen Verhalten nicht einheitlich. Die nach Bentham und Hooker morphologisch zusammengehörigen Gattungen *Robinia*, *Wistaria* und *Sabinea* zeigen bereits aus zweierlei Zellen gebildete Markstrahlen und keine Tracheiden, ebenso wie die Loteen; drei andere nahverwandte Gattungen, *Psoralea*, *Indigofera* und *Amorpha*, haben dagegen schmale Markstrahlen und weisen nie Tracheiden auf, stimmen in dieser Hinsicht also mit den Phaseoleen überein, von welchen sie sich jedoch durch den Tangentialschnitt unterscheiden. Auch mit den Hedysareen stimmt keine der beiden xylotomisch zusammengehörigen Formenreihen der Galegeen überein, weil

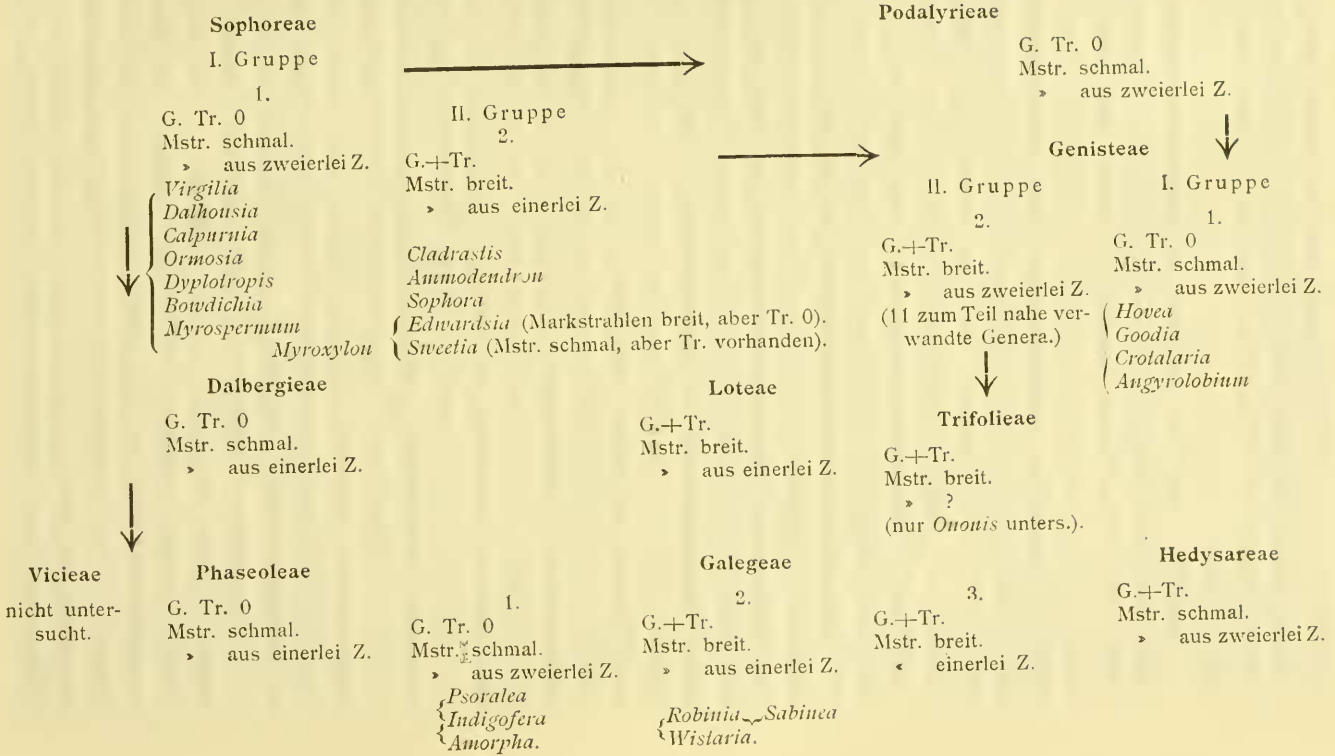
die Merkmale bei ihnen in einer anderen Kombination auftreten. Von den Trifolieen ist nur die Gattung *Ononis* untersucht, die sich xylotomisch der zweiten Genisteenreihe anschließt, indem sie breite Markstrahlen und stets Tracheiden aufweist.

Die xylotomischen Verhältnisse erscheinen daher, wie dieser Überblick zeigt, für systematische Betrachtungen außerordentlich wichtig. So läßt sich auf Grund dieser Merkmale ein deutlicher Zusammenhang zwischen bestimmten morphologisch und anderweitig anatomisch zusammengehörigen Sophoreen und der zweiten Abteilung der Genisteen feststellen. Ebenso ist auch eine Beziehung von anderen Sophoreen zu den Podalyrieen und der ersten Gruppe der Genisteen, ferner von den Sophoreen zu den Dalbergieen und Phaseoleen ersichtlich. Die Loteen nehmen in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen der zweiten Abteilung der Genisteen und den Dalbergieen ein. Von den Hedysareen zeigen die Coronilleen und Euhedysareen etwas nähere Beziehung zu den Loteen als die anderen Subtriben. Innerhalb der Galegeen stimmen nur solche Formenreihen, die auch auf Grund morphologischer Verhältnisse zusammengehören, xylotomisch überein.

Von größter Bedeutung für systematische Zwecke dürfte wohl ganz allgemein die Morphologie des Embryosackes sein. Bedauerlicherweise sind die *Papilionaceae* jedoch, obwohl eine große Anzahl weit verstreuter Einzelangaben vorliegen, in dieser Hinsicht noch zu wenig konsequent untersucht, so daß das Material bei den meisten Bestandteilen dieser Merkmalsgruppe noch nicht ausreicht, um bereits jetzt zu systematischen Schlußfolgerungen zu dienen. Es läßt sich nur ersehen, daß die meist anatrope, selten amphi- oder campylotrope Samenanlage, soweit bisher untersucht, bis auf wenige Lupinen stets von zwei Integumenten umgeben ist und daß allgemein eine einzige Archesporzelle zur Ausbildung gelangt. Aus dieser Archesporzelle, deren Teilungsfähigkeit verschieden groß ist, entwickelt sich ein außerordentlich langgestreckter Embryosack, dessen Endosperm wohl stets nuklear, und zwar als Wandbelag aufzutreten scheint. Dieser langgestreckte Embryosack dürfte immer als Haustorium aufzufassen sein, was

Übersicht über die Holzstruktur.

G. = Gefäße; Tr. = Tracheiden; Mstr. = Markstrahlen; Z. = Zellen.



entweder nur in der Hypertrophie der chalazalen Kerne oder in einer merkwürdigen Differenzierung des Gewebes, wie es von De Bruyne bei *Phaseolus* beschrieben wurde, zum Ausdrucke kommt.

Innerhalb des hier behandelten Merkmalkomplexes beziehen sich die meisten Angaben auf die bei Samenreife vorhandene Endospermmenge. Wenn man aber feststellen will, ob diesem Merkmal wie gewöhnlich auch bei den Papilionaceen ein systematischer Wert zukommt und zu diesem Zwecke die Endospermmenge dem System entsprechend tabellarisch zusammenstellt, stößt der beabsichtigte Vergleich doch auf ein mächtiges Hindernis. Es finden sich nämlich nur in wenigen Fällen zahlenmäßige Angaben, meist wird überhaupt nur festgestellt, ob Endosperm vorhanden ist oder ganz fehlt. Aus dieser unvollkommenen Angabe entspringt eine bedeutende Fehlerquelle. Es wird nämlich durch den Gegensatz: Vorkommen oder Fehlen von Endosperm gleichsam eine Kluft geschaffen, die in Wirklichkeit nicht besteht, da sich kleine Quantitätsunterschiede bei nahverwandten Gattungen stets finden und nur in diesem Grenzfall zu solch auffälliger Trennung führen. Um jedoch ein klares Bild der systematischen Bedeutung dieses Merkmals und der daraus resultierenden systematischen Beziehungen zu erhalten, wäre ein genauer zahlenmäßiger Vergleich der Quantitäten des bei Samenreife vorhandenen Endosperms notwendig. Einstweilen kann man von diesem Merkmal daher nur einen Hinweis für die systematischen Beziehungen ganzer Gruppen erwarten, während es zum Verständnis der Zusammengehörigkeit nahverwandter Formen, wenn jemals so gewiß jetzt noch nicht verhelfen kann. Dazu kommt ferner, daß manche Triben, wie insbesondere die Dalbergieen und Sophoreen, in dieser Hinsicht noch ganz besonders wenig untersucht sind und daß auch manche Angaben, die nur von einem Autor vorliegen, in diesem Fall überprüft werden müssen. Viele Formen dagegen sind bereits von mehreren Forschern untersucht worden und die Befunde stimmen bis auf wenige Fälle überein. Wenn sich aber widersprechende Angaben finden, so sind sie wohl darauf zurückzuführen, daß der betreffende Autor, wie z. B. Holfert, den

Samen nicht bei vollständiger Reife, sondern in einem früheren Stadium untersuchte und jedenfalls nicht so gründlich vorgegangen ist wie z. B. Chalon, der stets eine große Reihe von Altersstadien verglichen hat. Nur auf diese Weise läßt es sich erklären, daß Holfert einigen mehrfach untersuchten Lupinen bei Samenreife 18 bis 20 Endospermschichten zuspricht, die nach übereinstimmender Angabe anderer bei Reife überhaupt kein Endosperm besitzen. Trotz dieses ungenügenden Materials läßt sich aus dem Vergleich der Befunde manches ersehen, was für die Charakteristik großer Formenreihen von Wert sein kann.

So sieht man, daß die Dalbergieen, Phaseoleen und Vicieen einerseits, die Loteen und Galegeen andrerseits in der Ausbildung des Endosperms bei Samenreife eine analoge Entwicklung zeigen. Man findet in der Literatur wohl öfter angegeben, daß die drei erstgenannten Triben bei Samenreife nur in seltenen Fällen Endosperm führen, kann dagegen keinen einzigen Fall mitteilen, in welchem eine größere Endospermmenge festgestellt wurde. Während bei den untersuchten Dalbergieen von zehn Gattungen noch zwei Endosperm führen, ist das Fehlen des Endosperms bei den Phaseoleen bereits die Regel, da von mehr als 24 untersuchten Gattungen nur vier bei Samenreife Endosperm enthalten. Innerhalb der Vicieen findet sich dasselbe außer bei *Cicer* und *Abrus*, zwei Gattungen, die auch auf Grund anderer Merkmale als ursprünglich erscheinen, sonst nur bei einer einzigen *Lathyrus*-Art vor.

Man kann daher ersehen, daß innerhalb dieses Verwandtschaftskreises eine Reduktion des Endosperms sich geltend macht. Ganz anders verhalten sich die Loteen, Hedysareen und Galegeen. Bei diesen ist Endosperm im Reifestadium stets, und zwar oft in großer Menge vorhanden. Natürlich wird auch hier der Gegensatz der beiden Entwicklungsreihen durch das so häufige Fehlen zahlenmäßiger Angaben verschärft. Wenn sich jedoch in der zweiten Reihe auch Genera finden sollten, die eine einzige Endospermschicht führen, die also gleichsam einen Übergang zwischen den beiden Reihen bilden, so ist hier doch in keinem Fall ein vollkommenes Fehlen, oft aber eine bedeutende Menge des Endosperms nachgewiesen, während in

der ersten Reihe das häufige Fehlen, niemals aber eine größere Menge an Endosperm beobachtet wurde. So zeigt sich hier wohl auch ohne zahlenmäßige Angabe ein deutlicher Gegensatz in der Ausbildung dieses Merkmals. Viel schwieriger erscheint das Verständnis dieser Verhältnisse bei den anderen Triben. Was die Genisteen betrifft, so finden sich hier gegenüber etwa 30 endospermführenden Gattungen nur vier nahverwandte, nämlich *Goodia*, *Hovea*, *Lupinus* und *Platylobium*, die Endosperm führen. Über *Lupinus* liegen verschiedene Angaben vor. Harz, der 17 Arten untersucht hat, fand nur bei *angustifolius* und *hirsutus* eine geringe Menge, doch scheint dasselbe nach der gründlichen Untersuchung von Chalon auch bei *hirsutus*, nach Schulze auch bei *angustifolius* zu fehlen. Nadelmann wieder glaubte bei *polyphyllus* und *hirsutus* stellenweise auftretendes Endosperm beobachten zu können, doch hatte Chalon für *polyphyllus*, Schulze neuerdings für *polyphyllus* und *luteus* das Fehlen jeglichen Endosperms festgestellt. Auch die Resultate Holfert's sind widerlegt. So dürfte die ganze Gattung *Lupinus* bei Samenreife Endosperm führen. Wenn jedoch eine weitere Untersuchung auch bei manchen Arten von *Hovea*, *Goodia* und *Lupinus* Endosperm feststellen sollte, so scheint diese Reihe dasselbe doch in geringer Menge zu besitzen und im allgemeinen durch den Mangel charakterisiert zu sein. In einem sehr auffälligen Gegensatz hierzu stehen die nach Bentham und Hooker nahverwandten Gattungen *Argyrolobium*, *Crotalaria* und *Prioritropis*, da diese die größten bei Genisteen bekannten Endospermmengen führen. *Hovea*, *Goodia*, *Crotalaria* und *Argyrolobium*, die anatomisch eine ausgesprochene Gruppe bilden, während *Lupinus* in dieser Hinsicht noch nicht untersucht wurde, erscheinen, was den Endospermgehalt betrifft, ganz heterogen, indem *Hovea* und *Goodia* von allen untersuchten Genisteen den geringsten, *Crotalaria* und *Argyrolobium* den größten Endospermgehalt aufweisen. Die Trifolieen, inklusive *Ononis*, führen stets Endosperm, und zwar in großer Menge, so daß ihr diesbezügliches Verhalten einer Ableitung von der zweiten Gruppe der Genisteen, die ja stets Endosperm, und zwar auch oft in großer Menge, führen, nicht im Wege steht. Während die Podalyrieen, soweit

bisher untersucht, stets Endosperm besitzen, ist dasselbe unter den Sophoreen bei drei diesbezüglich bearbeiteten, auch sonst in histologischer Hinsicht verwandten Gattungen im Reifestadium stets vorhanden, während es drei anderen vollkommen fehlt. Die Gattung *Sophora* erweist sich, was dieses Merkmal betrifft, nicht einheitlich, sondern schließt sich in verschiedenen Arten jeder dieser beiden Gruppen an.

Wenn man nun die Resultate zusammenfaßt, die sich bei dieser Betrachtung ergeben, so ersehen wir in voller Klarheit einerseits den Zusammenschluß der Dalbergieen, Phaseoleen und Vicieen zu einer Reihe, die durch Rückbildung des Endosperms gekennzeichnet ist, andrerseits das übereinstimmende Verhalten der zweiten Genisteengruppe, der Trifolieen, Galegeen, Hedysareen und Loteen, welche stets Endosperm, und zwar oft in großer Menge führen. Wenn nun Guignard behauptet, daß Vorkommen von Endosperm im reifen Samen als ursprüngliches, Fehlen von Endosperm als abgebildetes Merkmal anzusehen ist, so scheint dies einwandfrei nur in der ersten Reihe von den Sophoreen zu den Vicieen und Phaseoleen zu gelten. Dagegen kann der große Endospermgehalt bei den Trifolieen, Galegeen, Hedysareen und Loteen entweder als ursprüngliches Merkmal oder als sekundäre Steigerung, also als abgeleitet, angesehen werden. Vollkommene Klarheit wird man in dieser Frage wohl erst auf Grund umfassender Detailuntersuchungen erlangen können.

Von systematischer Bedeutung dürfte wohl auch die Form und Verbreitung des Suspensors sein, doch sind die bisher mitgeteilten Beobachtungen keineswegs ausreichend, um zu einem abschließenden Urteil zu führen. Jedenfalls erscheint es auch schon auffallend, daß ein Organ, welches den Mimoseen stets fehlt, bei Cäsalpiniaceen und Papilionaceen, soweit bis jetzt bearbeitet, immer, für den Fall, daß spätere Untersuchungen manchmal zu einem anderen Resultat führen sollten, gewiß in der Regel vorhanden ist. Von den Sophoreen z. B. sind nur *Sophora secundiflora* und *Cladrastis* diesbezüglich untersucht, deren Suspensoren von geringer Größe zu sein scheinen. Unter den Podalyrieen besitzt *Thermopsis fabacea* einen großen, *Cytisus* ähnlichen Suspensor, während er bei

Sophoreae

(Schleiden und Vogel, Chalon, Nadelmann).

Endosp. vorhanden { *Virgilia*, *Calpurnia*, *Styphnolobium*, *Sophora*-Arten.

Endosp. **0** { *Ormosia*, *Gourliaea*, *Edwardsia*, *Sophora*-Arten.

Dalbergieae

(Schleiden und Vogel, Chalon).

Endosp. vorhanden: 2 Gattungen.
» **0**: 8 »

Vicieae

(Schleiden und Vogel, Chalon).

Endosp. vorhanden { *Abrus*, *Cicer*, *Lathyrus tingitanus*.

Sonst Endosp. **0**.

Phaseoleae

(Schleiden und Vogel, Chalon, Nadelmann).

Endosp. vorhanden: 4 Gattungen.
» **0**: über 20 Gattungen.

Galegeae

(Schleiden und Vogel, Guignard, Chalon, Nadelmann).

Endosp. immer vorhanden, auch in großer Menge.

Loteae

Endosp. vorhanden, auch in großer Menge.

Anthyllus-Arten: Endosp. **0**.

Podalyrieae

(Schleiden und Vogel, Chalon).

Endosp. immer vorhanden.

Genisteae

(Schleiden und Vogel, Chalon, Nadelmann, Winkler, H. Schulze, W. Schulze, Raut).

Endosp. vorhanden bei zirka 30 Gattungen.

Sehr viel Endosp. { *Crotalaria*, *Prioritropis*, *Argyrolobium*.

Endosp. **0** { *Lupinus*, *Goodia*, *Hovea*, *Platytobium*.

Trifolieae

(Chalon, Nadelmann).

Endosp. immer vorhanden, auch in großer Menge.

Hedysareae

(Schleiden und Vogel, Chalon, Nadelmann).

Endosp. immer vorhanden, auch in großer Menge.

Baptisia australis nur schwach entwickelt ist. Über die Dalbergieen liegen keine Befunde vor. Zwischen den Phaseoleen und Vicieen findet sich dagegen, was die Ausbildung des Suspensors betrifft, ein ebenso auffallender Unterschied wie in der Morphologie des Endosperms. Während dieses Organ bei den Phaseoleen, insbesondere bei *Phaseolus*, eine oft bedeutende Zahl von Zellen umfaßt, deren jede nur einen einzigen Kern aufweist, besteht der Suspensor der Vicieen mit Ausschluß von *Cicer* gewöhnlich aus vier, höchstens aus sieben Zellen, von welchen jede 30 bis 40 Kerne enthalten kann. Nur *Cicer* zeigt innerhalb der Vicieen die gleiche Ausnahmsstellung in der Ausbildung des Suspensors wie in der Form des Endosperms und stimmt auch in dieser Hinsicht mit den Phaseoleen überein. Wenn auch die Dalbergieen diesbezüglich nicht untersucht sind, so läßt sich doch vermuten, daß sie ebenso wie im Vorkommen von Endosperm bei Samenreife, so auch in der Ausbildung von Suspensor und Endosperm mit den Phaseoleen und nicht mit den Vicieen übereinstimmen. Es erscheint wohl wahrscheinlicher, daß die Vicieen diese abgeleitete, bei den Papilionaceen einzigartige Bildungsweise selbständig erworben haben, als daß sie bei den Dalbergieen bereits vorhanden war und die Phaseoleen in beiden Eigenschaften eine Rückschlagsbildung darstellen. *Cicer* würde dann in dieser Eigenschaft ebenso wie in anderen eine Übergangsstellung zwischen den beiden Gruppen einnehmen. Unter den Hedysareen zeigt *Hedysarum coronarium* die gleiche Ausbildung des Suspensors wie *Phaseolus*, während *Onobrychis petraea* und *Arachis hypogaea* viel kürzere, aus einer geringeren Zahl von Zellen bestehenden Suspensoren zur Entwicklung bringen. Von den Galegeen stimmt *Galega orientalis*, was die Ausbildung des Suspensors betrifft, mit *Phaseolus* vollkommen überein, ferner weisen auch *Psoralea* und *Dalea* dieses Organ in mächtiger Ausbildung auf. Unter den Loteen entwickelt *Anthyllis* einen mäßigen, großzelligen, *Dorycnium* einen vielzelligen, *Lotus* und *Tetragonolobus* dagegen nur einen schwachen Suspensor. Ganz auffällig verhält sich *Ononis*. Während die Ausbildung dieses Organs sonst innerhalb eines Genus ziemlich konstant zu sein scheint, findet sich hier bei *Ononis alopecu-*

rioides einerseits ein aus sehr wenigen Zellen bestehender kurzer Suspensor, während er bei *Ononis fruticosus* anderseits aus einer Reihe außerordentlich großer Zellen aufgebaut ist. Die gleiche Form des Suspensors findet sich sonst bei keiner Papilionacee wieder. Von den anderen Trifolieen zeigen *Medicago falcata* einen starken, vielzelligen, *Tetragonolobus* und *Trifolium* einen wenigzelligen Suspensor. Auch bei den Genisteen erreicht dieses Organ eine ganz verschiedenartige Ausbildung. Während es bei *Cytisus* und *Spartium* eine Gewebemasse von manchmal bedeutendem Umfang bildet, sind die Zellen bei *Lupinus* zu einer mehr oder minder langen Doppelreihe angeordnet. Was das Fortbestehen dieses Organs betrifft, zeigt sich innerhalb der Gattung *Lupinus* eine große Verschiedenheit. Bei den ursprünglichen dichlamydaeischen Formen, wie *Lupinus luteus, angustifolius, hirsutus, pilosus, subcarnosus* und *albus*, bleibt es bis zu vollkommener Resorption in seiner ursprünglichen Gestalt erhalten, während es bei den abgeleiteten monochlamydaeischen Arten, wie *varius, polyphyllus, succulentus, elegans* u. a., in Ballons zerfällt, die kolossal anschwellen und oft 100 Kerne enthalten können.

Wie weit die systematische Bedeutung des Suspensors geht, läßt sich auf Grund so geringer Befunde natürlich nicht feststellen, es kann sich bei dieser Betrachtung vorläufig nur darum handeln, einige auffallende Beziehungen hervorzuheben. Guignard hat in seiner grundlegenden Arbeit bereits betont, daß die Ausbildung dieses Organs innerhalb der Grenzen eines Genus konstant, bei verschiedenen Genera einer Tribus jedoch großen Variationen unterworfen ist. Dem entgegen stehen nur Guignard's eigene Befunde bei *Ononis*, weil hier die Größe des Suspensors bereits bei den verschiedenen Species einer Gattung sehr stark variiert. Wenn diese Tatsache vielleicht auch geeignet ist, vor einer weitgehenden systematischen Verwertung dieses Merkmals abzuschrecken, so finden sich doch andrerseits auch Resultate, denen eine systematische Bedeutung jedenfalls zukommt. So ist vor allem der große konstante Gegensatz zwischen den Vicieen und Phaseoleen und die Übereinstimmung von *Cicer* mit den letzteren bemerkenswert. Eine weitere Untersuchung wird wohl auch feststellen, daß *Cicer* in

dieser Hinsicht mit den Dalbergieen übereinstimmt, von welchen diese Gattung wohl abzuleiten sein dürfte. Auffallend ist ferner die große Ähnlichkeit in der Ausbildung des Suspensors von *Phaseolus*, *Hedysarum* und *Galega*, doch läßt sich auf Grund des bisherigen Materials noch nichts über die systematische Bedeutung dieser Übereinstimmung aussagen. Bemerkenswert ist ferner die eigenartige Ausbildung des Suspensors bei *Ononis*, die weder mit den Genisteen noch mit den Loteen übereinstimmt, ferner auch das Verhalten von *Lupinus*. Diese Gattung enthält embryologisch divergierende Formen, und zwar monochlamydaeische, deren Suspensor nicht zerfällt, und dichlamydaeische, deren Suspensorzellen zu großen, vielkernigen Ballons werden, die sich lange vor der Resorption voneinander lösen. Der Verteilung dieser Merkmale entsprechend, dürften innerhalb der Genus zwei Entwicklungsreihen zur Ausbildung gelangt sein.

Aus diesen Ausführungen ist jedenfalls zu ersehen, daß die Morphologie des Embryosackes auch für die Papilionaceen eine Reihe systematisch außerordentlich wertvoller Merkmale enthält, wenn auch die bisherigen Befunde noch zu wenig umfassend sind, um selbst schon zu weitgehenden Schlußfolgerungen zu führen.

Wenn der Gerbstoff auch in vielen Fällen von großer biologischer Bedeutung ist und einerseits bei den Xerophyten als Schutz gegen die eigene Feuchtigkeit, bei Hygrophyten wie den Nymphaeaceen anderseits als Schutz gegen die umgebende Feuchtigkeit auftritt, so ist ihm doch ein systematischer Wert keineswegs abzusprechen. Da die Pflanzen verschiedener Formenreihen sich gegen die gleichen Außenbedingungen auf ganz verschiedene Weise schützen können, ist die Art und Weise ihrer Reaktion in einem bestimmten Fall für sie ebenso charakteristisch wie ihre Ausbildung eines taxonomischen Merkmals. Es handelt sich bei einem Vergleich verschiedener Formenreihen nur darum, Pflanzen gleicher Standorte einander gegenüberzustellen. Da in der vorliegenden Untersuchung eine genaue Standortsangabe nicht zugänglich war, ist es hier nur möglich, Hinweise zu geben, die erst der genauen Nachprüfung bedürfen. Was die Verbreitung des Gerbstoffes bei den Papilionaceen betrifft, so stellt sie sich folgendermaßen dar.

Die Sophoreen weisen im Mesophyll niemals, in der Achse nur bei den Gattungen *Ormosia*, *Bowdichia* und *Dyplotropis*, die einander auch sonst morphologisch und anatomisch sehr nahe stehen, und bei einigen *Sweetia*-Arten Gerbstoff auf. Auch bei den Dalbergieen ist er im Mesophyll noch nicht entwickelt, in der Achse aber als Gattungs- oder Artmerkmal vorhanden. Während die Häufigkeit seines Vorkommens bei den Phaseoleen zunimmt, so daß der Gerbstoff bei drei Subtriben in der Achse konstant, sonst auch als Gattungs- oder Artmerkmal erscheint, bei einer Subtribus im Mesophyll regelmäßig, sonst nur verstreut auftritt, fehlt er den Vicieen bis auf *Abrus*, wo er sich nur in der Achse findet, vollkommen. Bei den Galegeen ist er dagegen nahezu in der ganzen Tribus sowohl im Mesophyll als auch in der Achse vorhanden, tritt auch unter den Hedysareen bei bestimmten Gattungen im Mesophyll, bei dieser ganzen Tribus mit Ausnahme von *Chaetocalyx* in der Achse auf und ist auch bei den Loteen weit verbreitet. Dagegen findet sich Gerbstoff innerhalb der *Podalyrieae* nur bei Formen der Südhemisphäre, unter den Genisteen nur bei *Hypocalyptus* und kommt bei den Trifolieen, soweit bisher untersucht, überhaupt nicht vor.

Wie dieser Überblick zeigt, dürfte dieses biologische Merkmal doch auch von systematischer Bedeutung sein. So erscheint das regelmäßige Auftreten von Gerbstoff bei den Gattungen *Ormosia*, *Bowdichia* und *Dyplotropis* bemerkenswert, da dieselben auch auf Grund anderer anatomischer Merkmale den Genisteen, die niemals Gerbstoff führen, fern- und den Dalbergieen, die in der Achse häufig Gerbstoff enthalten, nahestehen. Dagegen führen die Sophoreen, die sich in anatomischer Hinsicht vielfach mit den Genisteen berühren, ebenso wie diese Tribus selbst keinen Gerbstoff. Es läßt sich ferner eine starke Zunahme des Gerbstoffgehaltes von den Dalbergieen zu den Phaseoleen feststellen und erscheint ferner auffallend, daß sich dieser Inhaltsstoff innerhalb der Vicieen nur bei der den Dalbergieen nahestehenden Gattung *Abrus* findet. Im Gegensatz zu diesem Verhalten der Vicieen steht die Vermehrung des Gerbstoffgehaltes bei den Loteen, Hedysareen und Galegeen, während die Podalyrieen der Nordhemi-

sphäre sowie die Genisteen und Loteen wieder in dem vollkommenen Fehlen dieses Inhaltsstoffes übereinstimmen.

Ebenso wie der Gerbstoff erscheint auch die Verschleimung der Epidermisinnenwand bei vielen Xerophyten als ökologisches Merkmal. Trotzdem dürfte seine Berücksichtigung bei einer systematischen Bearbeitung großer Formenkreise wohl am Platze sein. Auch Weylandt hat bei seiner anatomischen Bearbeitung der Galegeen diese Beobachtung gemacht, der er mit folgenden Worten Ausdruck gibt: »Bekanntlich ist die Verschleimung der Epidermis als Schutzmittel gegen die Transpiration aufzufassen, aber dieser Erscheinung ist doch ein systematischer Wert nicht abzusprechen, insofern durch die bisher gewonnenen Erfahrungen, z. B. im Umkreis einer Gattung, gegen Transpiration die Verschleimung der Epidermiszellen angetroffen wird, während eine andere Art sich nach dieser Richtung durch ein dichteres Haarkleid oder durch die starke Cuticula oder dadurch hilft, daß sie die Spaltöffnung tiefer einsenkt.« Ebenso wie bei Verwertung des Gerbstoffgehaltes für systematische Zwecke wird es bei Berücksichtigung dieses Merkmals nur notwendig sein, den Standort der Formen genau zu berücksichtigen und festzustellen, wie weit diese Eigenschaft bei Bedingungen, die es biologisch erklären können, vorhanden ist, respektive fehlt und wie weit es rein taxonomisch, ohne diese Außenbedingungen, zur Entwicklung kommt. Da jedoch eine genaue Standortsangabe der untersuchten Formen nicht zugänglich war und die Standortsangaben, wie sie sich in den verschiedenen Florenwerken finden, nicht vollständig genug sind, um tiefere Schlüsse zu gestatten, so kann es sich hier nicht darum handeln, die systematische Bedeutung dieses Merkmals ausführlich darzulegen, sondern nur einzelne auffallende Tatsachen hervorzuheben.

Verschleimung ist unter den Sophoreen bisher nur bei drei nahverwandten Gattungen, bei *Cladrastis*, *Ammodendron* und *Sophora* und ferner bei *Sweetia* gefunden worden, die sich auf Grund anderer Merkmale den Genisteen, und zwar der zweiten Gruppe Saupe's nähern. Bei den Dalbergieen und Phaseoleen ist sie Gattungscharakter, den Vicieen, Loteen und Trifolieen fehlt sie dagegen vollständig. Innerhalb der

Podalyrieen findet sie sich nur bei Formen der südlichen Hemisphäre, doch muß erst ein genauer Vergleich der Standorte feststellen, wie weit sich diese Verteilung durch die Vegetationsverhältnisse, wie weit sie sich durch die von Reinke behaupteten näheren Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Formen einer Hemisphäre erklärt. Bei den Genisteen findet sich Verschleimung als Artmerkmal weit verbreitet; auffallend ist aber wohl das konstante Vorkommen dieses Merkmals bei der Gattung *Argyrolobium*, gegenüber dem steten Fehlen bei den nahverwandten Lupinen. Sehr auffällig und systematisch bedeutungsvoll erscheint ferner die Verbreitung der Verschleimung bei den Galegeen und Hedysareen, wo sie für bestimmte Subtriben konstant ist, anderen dagegen vollkommen fehlt. So findet sie sich unter den Hedysareen bei allen Stylosantheen, Adesmieen und Äschynomeneen, mit Ausnahme einer einzigen wohl fälschlich hierhergestellten Gattung *Amicia* und einigen anderen Arten allgemein, während sie in den anderen Subtriben nie beobachtet wurde. Ebenso ist unter den Galegeen innerhalb dreier Subtriben niemals festgestellt worden, während sie sonst häufig auftritt.

Außer den hier behandelten Merkmalen sollten ursprünglich noch andere in diesen Vergleich aufgenommen werden, von deren Einbeziehung später zwecks Abgrenzung der Arbeit Abstand genommen wurde. Jedenfalls ließ sich ersehen, daß auch manche andere Merkmale, über welche zahlreiche Angaben vorliegen, wie z. B. die Entwicklung des Pericykels oder die Ausbildung einer Mittelschichte im Blatte, systematisch wertvoll, andere dagegen, wie die Art der Korkbildung sich für systematische Zwecke ungeeignet erweisen dürfte.

Es soll nun der Versuch gemacht werden, die systematischen Konsequenzen, die sich aus dem Vergleich der hier behandelten Merkmale ergeben, mit den auf Grund anderer Merkmale abgeleiteten Verwandtschaftsbeziehungen zu vergleichen und in Einklang zu bringen.

Die Sophoreen waren bei De Candolle noch mit den Podalyrieen vereinigt und sind auch späterhin, wenn auch von ihnen getrennt, so doch stets in ihre Nähe gestellt worden. Bentham und Hooker betonen wohl, daß die beiden Gruppen

sich durch den Habitus und die Blattform voneinander unterscheiden, stellen sie einander aber doch ganz nahe. Nur die mangelhafte Übersichtlichkeit der eindimensionalen Tabelle rückt sie graphisch auseinander. Taubert bestätigt gleichfalls ihre Zusammengehörigkeit und auch Ascherson und Graebner stellen sie den anderen Papilionaceen entgegen. Reinke behauptet jedoch, daß diese beiden Gruppen außer den freien Staubgefäßen keine Übereinstimmung zeigen. Bentham und Hooker konstatieren ferner die nahe Verwandtschaft der Sophoreen zu den Dalbergieen und Genisteen, von welch letzteren sie sich nur durch Habitus und Blätter unterscheiden, und bezeichnen sie als das Bindeglied zwischen den Cäsalpiniaceen und Papilionaceen. Die anatomischen Befunde bestätigen diese auf Grund morphologischer Verhältnisse gewonnenen Beziehungen und geben in manchen Fällen auch einen Hinweis dafür, welche Gattungen der Sophoreen einerseits den Genisteen, andrerseits den Podalyrieen und Dalbergieen nahestehen dürften. Die drei nach Bentham und Hooker zusammengehörigen Gattungen *Cladrastis*, *Ammodendron* und *Sophora* zeigen auch anatomisch eine nahe Verwandtschaft und scheinen unter den Sophoreen die Bindeglieder zu den Genisteen darzustellen. Sie besitzen stets Tracheiden, breite Markstrahlen und beim Spaltöffnungsapparat zahlreiche Nachbarzellen, führen niemals Gerbstoff und weisen keine inneren Sekretionsorgane auf. In all diesen Merkmalen schließen sie sich der zweiten Gruppe der Genisteen an. Die übrigen Sophoreen stehen ihnen jedoch nicht als einheitliche geschlossene Gruppe gegenüber. Es ist ihnen wohl allen das Fehlen von Tracheiden und das Vorkommen schmaler Markstrahlen gemeinsam, doch treten bei ihnen andere Merkmale, die sich bei Dalbergieen wiederfinden, einstweilen nur in bestimmten Gattungen auf. So besitzen *Myroxylon* und *Myrospermum* die bei Dalbergieen so verbreiteten, den Genisteen stets fehlenden interzellularen Sekretbehälter, vier andere zusammengehörige Gattungen die fast allen Genera der Dalbergieen gemeinsame Zweizahl der Nebenzellen, drei weitere nahverwandte Gattungen wieder führen in der Achse Gerbstoff, der den Genisteen fehlt, bei den Dalbergieen dagegen oft vorhanden

ist. Zwei Gattungen, *Edwardsia* und *Sweetia*, nehmen eine Zwischenstellung zwischen diesen Formen und denjenigen ein, die sich an die Genisteen anschließen. Dies drückt sich vor allem in ihrem xylotomischen Verhalten aus. Sophoreen gemeinsam ist dagegen das Markstrahlbild im Tangentialschnitt und das Fehlen von Drüsenhaaren, worin sie mit den Podalyrieen und Genisteen übereinstimmen. Dagegen tritt diese Haarbildung, die bei den Phaseoleen und Vicieen ganz ausnahmslos vorhanden ist, unter den Dalbergieen bereits, wenn auch nur als Artmerkmal, auf.

Es dürfte wohl gestattet sein, auf Grund dieser Verhältnisse zu behaupten, daß die morphologische Verwandtschaft der Sophoreen zu den Podalyrieen, Genisteen und Dalbergieen auch anatomisch zum Ausdruck gelangt und daß die drei zusammengehörigen Gattungen *Cladrastis Ammodendron*, *Sweetia* und *Sophora* den Übergang zu den Genisteen vermitteln. Eine anatomische Beziehung der Sophoreen zu den Cäsalpiniaceen, respektive zu den Dalbergieen drückt sich auch in dem Auftreten gekerbtrandiger Schließzellen bei einer *Diplotropis*-Art und in der Ausbildung einer Verdickungsleiste bei einer *Sweetia*-Art aus. Über die näheren Beziehungen der Sophoreen zu den Cäsalpiniaceen wird jedoch erst dann etwas ausgesagt werden können, wenn die Cäsalpiniaceen selbst in ihrem anatomischen Verhalten genau untersucht sind. Einstweilen ist es nicht möglich, die verschiedenen Tribus der Cäsalpiniaceen als einheitlichen Komplex den Sophoreen gegenüberzustellen, da dies gewiß zu großen Irrtümern führen müßte. Was den Endospermgehalt bei Samenreife betrifft, sind die Sophoreen einstweilen bloß sehr wenig untersucht. Es ist nur festgestellt worden, daß *Virgilia* in bedeutender, *Calpurnia* und *Styphnolobium* in geringer Menge Endosperm führen, während *Sophora*, *Gourliaea* und *Edwardsia* überhaupt kein Nährgewebe enthalten. Wie weit sich die anatomische Gliederung der Tribus in diesem Merkmal wiederspiegelt, läßt sich auf Grund so ungenügenden Materials nicht feststellen. Der Suspensor ist bisher auch nur bei zwei Gattungen festgestellt worden, doch gibt die gegebene Schilderung kein klares Bild seiner Gestalt.

Die Podalyrieen waren bei De Candolle noch mit den Sophoreen vereinigt, sind wohl später von ihnen getrennt, aber stets, von Bentham und Hooker, ferner von Taubert ebensowohl wie von Ascherson und Graebner in ihre nächste Nähe gestellt worden; auch zu den Genisteen wurden Beziehungen bereits angedeutet.

Anatomisch erscheinen sie, wie alle ursprünglichen Papilionaceen, durch das Fehlen von Drüsenhaaren, ferner durch den Mangel an inneren Sekretionsorganen und Tracheiden und durch schmale Markstrahlen charakterisiert. Das Bild des Tangentialschnittes weist analoge Verhältnisse wie bei allen Sophoreen und Podalyrieen auf. Nachbarzellen finden sich in verschiedener Zahl. Verschleimung und Gerbstoff gelangt nur in Formen der südlichen Hemisphäre zur Ausbildung; ob dieses Verhalten ausschließlich eine Folgeerscheinung der Außenbedingungen darstellt oder ob sich auch verwandtschaftliche Beziehungen darin aussprechen, kann erst ein genauer Vergleich der anatomischen Verhältnisse und des Standortes feststellen. Endosperm ist bei allen untersuchten Formen vorhanden, doch fehlt eine ziffernmäßige Angabe. Was die Ausbildung des Suspensors betrifft, liegen nur für zwei Gattungen, deren eine in dieser Hinsicht mit *Cytisus* übereinstimmt, Beobachtungen vor.

Die Podalyrieen erscheinen auf Grund dieser Befunde wohl auch anatomisch mit den Sophoreen nahe verwandt. Sie haben mit ihnen den Mangel an Drüsen, ferner die Zahl der Nachbarzellen gemeinsam. Xylotomisch schließen sie sich denjenigen Sophoreen an, die keine Tracheiden besitzen und schmale Markstrahlen aufweisen; doch unterscheiden sie sich von diesen durch das Markstrahlbild, welches bei Podalyrieen verschiedenartige, bei den Sophoreen dagegen nur einerlei Zellen zeigt. Was den Endospermgehalt betrifft, so sind die Angaben sowohl für die Sophoreen als auch für die Podalyrieen nicht ausreichend, um klare Beziehungen zu ergeben. Deutlicher als zu den Sophoreen spricht sich die anatomische Verwandtschaft der Podalyrieen zur ersten Gruppe der Genisteen aus. Mit diesen haben sie den Mangel an Drüsen und inneren Sekretionsorganen, die wechselnde Zahl von Nebenzellen, die schmalen

Markstrahlen, deren Bild im Tangentialschnitt zweierlei Zellen aufweist, und das Fehlen von Tracheiden gemeinsam. Verschleimung, die sich innerhalb der Podalyrieen nur bei Formen der südlichen Hemisphäre findet, tritt bei diesen Genisteen im allgemeinen als Artmerkmal, bei *Argyrolobium* konstant auf, findet sich dagegen bei *Lupinus* niemals vor. Gerbstoff, der den Podalyrieen der Nordhemisphäre ebenso wie den Genisteen fehlt, gelangt bei den Vertretern der südlichen Erdhälfte zur Entwicklung. Was das Vorkommen von Endosperm betrifft, so zeigt es sich, daß dasselbe bei den Podalyrieen stets vorhanden ist, während es bei dieser zweiten Gruppe der Genisteen dagegen entweder vollkommen fehlt oder in bedeutender Menge auftritt. Ob hier bei den Genisteen zwei verschiedene, von den Podalyrieen durch Reduktion oder Steigerung ableitbare Entwicklungstendenzen vorliegen oder ob sich diese Verhältnisse auf andere Weise erklären, kann jetzt noch nicht ausgesagt werden. Von der anderen Genisteengruppe sind die Podalyrieen xylotomisch vollkommen verschieden, da dieselbe Markstrahlen von einer 30 Zellen erreichenden Breite und ausnahmslos Tracheiden aufweisen.

Die Genisteen sind relativ gut bearbeitet. Aus der Radlkofer'schen Schule allein liegen acht spezielle Untersuchungen vor und außerdem sind sowohl xylotomisch als auch embryologisch eine größere Zahl von Tatsachen mitgeteilt worden als für andere Triben. Schon Raut hatte auf Grund seiner xylotomischen Befunde die Beobachtung ausgesprochen, daß diejenigen Gruppen, welche am vollständigsten untersucht sind, histologisch am geschlossensten erscheinen. Diese auch durch andere Untersuchungen bestätigte Behauptung findet in der Geschlossenheit der in zahlreichen Arbeiten untersuchten Genisteen einen guten Wahrheitsbeweis. Obwohl diese Tribus in den meisten Fällen xerophile Anpassung zeigt, die sich in der Reduktion der Blattspreite, in der Einsenkung der Stomata und auch manchmal in verstärkter Haarbildung ausdrückt, gelangt Gerbstoff in der ganzen Reihe der untersuchten Formen nur in einem einzigen Fall bei der Gattung *Hypocalyptus* zur Ausbildung. Drüsen kommen nur bei zwei Gattungen, bei *Melobium* und *Adenocarpus*, und zwar bei letzteren ausschließlich

auf der Frucht vor. Innere Sekretionsorgane wurden nur bei *Goodia* festgestellt, so daß Schroeder darin einen Hinweis auf die fälschliche Einordnung dieser Gattung im System ersehen und auf Grund des Vergleiches exomorpher Verhältnisse die Umstellung dieser Form zu den Galegeen in Vorschlag bringen konnte. Für die ganze Tribus ist auch der aus isolierten Bastfasern bestehende Pericykel charakteristisch. Die Zahl der Nachbarzellen ist bei der gesamten Formenreihe einem großen Wechsel unterworfen, indem eine konstante Zweizahl der Nebenzellen zwar nur bei *Prioritropis* vorzukommen scheint, ihre Zahl bei den anderen Gattungen dagegen zwischen drei und sieben schwankt. Dieser allerdings negative Befund ist vielleicht wegen der Konstanz dieses Merkmals bei den anderen Familien und wegen der auffallenden Konstanz anderer Merkmale bei den Genisteen selbst hervorzuheben. Während die Tribus in diesen Eigenschaften einheitlich erscheint, zerfällt sie xylotomisch in zwei scharf geschiedene Gruppen. Die erste Gruppe umfaßt die Formen der Genisteen in der von Bentham und Hooker aufgestellten Reihe bis inklusive *Argyrolobium*, so daß die Zusammengehörigkeit dieser Formen in morphologischer Hinsicht sich auch in den anatomischen Verhältnissen wieder zu spiegeln scheint. Diese Gruppe ist durch das Fehlen von Tracheiden und durch schmale Markstrahlen, deren Breite nur bei *Hovea* mehr als zwei Zellen beträgt, charakterisiert; die zweite Gruppe jedoch besitzt Tracheiden und zeigt Markstrahlen von verschiedener, stets bedeutender Breite, die auch eine für Papilionaceen ganz unbekannte Zahl von 30 Zellen erreichen kann. Verschleimung von Epidermiszellen ist häufig und tritt entweder als Gattungs- oder Artmerkmal auf.

Die Phaseoleen sind von De Candolle mit den Dalbergieen und Vicieen zu den *Sarcolobae* vereinigt worden. Bentham und Hooker haben auf die große Übereinstimmung dieser Tribus mit den Galegeen und Dalbergieen, ferner ebenso wie später Taubert auf ihre Beziehung zu den Hedysareen und Vicieen hingewiesen.

Anatomisch erscheinen sie als eine sehr einheitliche Gruppe. Drüsen sind stets, innere Sekretionsorgane niemals vorhanden

Gesamtübersicht über

	Schulze Walther	Schulze Hugo	Levy	Winkler
	Genista, Adenocarpus, Calycotoma	*Lupinus, Argyrolobium*	*Aspalathus*	*Crotalaria, Prioritropis*
Drüsen (auf den Blättern)	0	0	nur bei *Melobium*	0
Innere Sekretionsorgane	0	.	.	0
Epidermis	verschleimt	*Lupinus* nicht verschleimt / *Argyrolobium* verschleimt	Unterscheidung von Arten und Gattungen nach diesem Merkmal	*Prioritropis* meist verschleimt / *Crotalaria* 8 Arten
Idioblasten	0	0	0	0
Stomata	3 bis mehrere Nachbarzellen, nur 2 *Genista*-Arten haben 2 große Nebenzellen	3 bis 5 Nachbarzellen	3 bis 5	3 gleiche / 2 große + 1 kleine Nachbarzelle ± Cruciferentypus
Pericykel	Isolierte Bastfasergruppen	=	=	=

die Genisteen.

Schroeder *Melobium, Adenocarpus*	Schroeder *Liparieae, Bossieae*	Rauth *Laburnum, Petteria, Spartium, Erinacea, Ulex, Cytisus, Hypocalyptus, Loddigesia*	Cohn *Crotalarieae*	
.	0	0	0	0 nur bei *Melobium*
0	0	0	.	0 nur *Goodia*
.	verschleimt	verschleimt	.	meist verschleimt oder Gattungs- oder Artmerkmal
0	0	nur *Hypocalyptus*	0	0 nur *Hypocalyptus*
gewöhnliche Epidermiszellen, manchmal Ähnlichkeit mit Rubiaceen- oder Cruciferentypus	3 bis 4 Nachbarzellen, kein bestimmter Typus, nur *Hovea* zeigt Annäherung an den Rubiaceentypus	3 bis 7 Nachbarzellen, nur *Hypocalyptus* hat bestimmten Typus	.	Nur sehr selten 2 Nebenzellen, sonst 3 bis 7 Nachbarzellen; fast nie ein bestimmter Spaltöffnungstypus, nur selten Annäherung an den Rubiaceentypus
=	.	=	.	Pericykel immer aus isolierten Bastfasergruppen

und es gelangen ohne alle Ausnahme zwei Nebenzellen zur Entwicklung. Gerbstoff findet sich in dieser Tribus sehr häufig und zwar entweder im Mesophyll wie bei einer Subtribus und mehreren Gattungen und Arten oder wie bei einer Subtribus und einigen Gattungen in der Achse. Im Holzbau zeigen die Phaseoleen große Übereinstimmung, da stets schmale Markstrahlen, die im Querschnitt nur einerlei Zellen aufweisen, zur Ausbildung gelangen und Tracheiden nie festgestellt wurden. Endosperm ist nur in geringer Menge vorhanden oder fehlt vollkommen. Der Suspensor ist entweder massig, aus zahlreichen einkernigen Zellen zusammengesetzt wie bei *Phaseolus* oder klein und wenigzellig wie bei *Soja* und *Amphicarpaea*. Auffallend ist das Vorkommen von Hakenhaaren bei drei Gattungen der Glycineen und einigen anderen Arten, einer Haarbildung, die sich sonst nur bei einer aus diesem Grunde zu den Desmodieen gestellten Galegeengattung, *Barbiera*, und bei den Desmodieen selbst findet.

Dieser Vergleich der anatomischen Verhältnisse ergibt deutlich ein Bild der systematischen Beziehungen der Phaseoleen. Im Holzbau, im Endospermgehalt, im Vorkommen zweier Nebenzellen und in der Verschleimung schließen sie sich den Dalbergieen vollkommen an. In der Ausbildung von Drüsen und in der Entwicklung von Gerbstoff zeigt sich innerhalb der ganzen Formenreihe von den Sophoreen zu den Phaseoleen eine Steigerung. Die Phaseoleen scheinen jedoch nicht als Endglieder der Dalbergieen aufzufassen zu sein, sondern man muß wohl annehmen, daß diese Tribus selbst nach Abzweigung der Phaseoleen eine Weiterentwicklung erfahren haben dürfte. Nur so läßt es sich wohl erklären, daß interzellulare Sekreträume, die den Phaseoleen vollkommen fehlen, bei den Dalbergieen so häufig und auch bereits in verschiedenen Formen auftreten. Diese Abzweigung der Phaseoleen von den Dalbergieen muß wohl sehr nahe von jenem zwischen den Dalbergieen und Genisteen liegenden Entwicklungspunkt erfolgen, von welchem die ganze Formenreihe der Loteen, Hedysareen und Galegeen ihren Ursprung nimmt, da sich ihre nahe Verwandtschaft sonst nicht erklären ließe.

Die genannten Triben erweisen sich den Phaseoleen in verschiedenem Grade verwandt, und zwar hat sich die höchste Übereinstimmung mit ihnen für die Desmodieen unter den Hedysareen und für die Psoraleen unter den Galegeen ergeben. Ein anatomischer Vergleich der Phaseoleen mit den Vicieen läßt bei großer Ähnlichkeit doch wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Triben erkennen, die eher auf eine gemeinsame Abstammung von den Dalbergieen als auf eine unmittelbare Verwandtschaft schließen lassen. Sie stimmen im ständigen Besitz von Drüsenhaaren, in der Ausbildung schmaler Markstrahlen und im Fehlen interzellularer Sekretbehälter überein; dagegen weisen die Vicieen zum Unterschied zu den Phaseoleen mit Ausnahme einiger *Cicer-*, *Lens-* und *Lathyrus*-Arten zahlreiche Nachbarzellen auf, führen außer in der Achse von *Abrus* nie Gerbstoff und zeigen vor allem in der Ausbildung von Suspensor und Endosperm ein von allen anderen Papilionaceen abweichendes Verhalten. Während nämlich das Endosperm der Phaseoleen wohl nuklear angelegt wird, später aber Zellwände zur Ausbildung bringt, bleibt es bei den Vicieen auch in späteren Stadien nuklear. Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich auch im Suspensor, der bei den Phaseoleen aus zahlreichen einkernigen, bei den Vicieen dagegen aus vier bis sieben Zellen besteht, deren jede bis an 30 Kerne führen kann. Nur *Cicer* schließt sich in embryologischer Hinsicht den Phaseoleen vollkommen an, indem diese Gattung zellulares Endosperm und einen entsprechenden Suspensor zur Ausbildung bringt.

Die Vicieen sind von De Candolle zwischen die Hedysareen und Phaseoleen gestellt worden, während Bentham und Hooker bereits auf ihre Ähnlichkeit mit den Galegeen und Taubert ebensowohl wie Ascherson und Graebner auf ihre Verwandtschaft mit den Phaseoleen hingewiesen haben. Während De Candolle *Cicer* wegen der Keimung zu den Vicieen, *Abrus* zu den Phaseoleen stellt, sind beide Gattungen von Bentham und Hooker den Vicieen eingeordnet worden.

Wenn man nun diese Tribus anatomisch betrachtet, erscheint sie als eine geschlossene Gruppe. Drüsen finden sich bei ihnen ausnahmslos, Gerbstoff ist dagegen nur in der Achse von *Abrus* beobachtet, Verschleimung und interzellulare

Sekreträume sind niemals festgestellt worden. Im allgemeinen gelangen zahlreiche Nachbarzellen zur Entwicklung. Der Spaltöffnungsapparat weist meist keinen bestimmten Typus auf, nur bei *Lens*, *Lathyrus* und *Cicer* findet sich der Rubiaceentypus vor. Die Drüsen sind bei *Cicer* ebenso wie bei den Dalbergieen langstielig, sonst jedoch allgemein kurz gestielt. Über das Vorkommen von Tracheiden und über das Bild der Markstrahlen im Tangentialschnitt liegen überhaupt keine Befunde vor. Bei *Cicer* und *Abrus*, den einzigen diesbezüglich untersuchten Formen, ist eine geringe Markstrahlbreite festgestellt worden. Zur Zeit der Samenreife fehlt im allgemeinen das Endosperm. Es bleibt nur bei *Cicer*, *Abrus* und *Lathyrus tingitanus* ebenso wie bei manchen Phaseoleen und den meisten Dalbergieen erhalten. In der Entwicklung dieses Gewebes zeigt sich jedoch zwischen den Vicieen und Phaseoleen ein bedeutender Unterschied, da bei den ersteren überhaupt nur nukleares, bei den letzteren ebenso wie bei allen anderen Papilionaceen dagegen zellulares Endosperm auftritt. Auch der Suspensor weist bei den Vicieen eine eigenartige, von der ganzen Familie abweichende Ausbildung auf, da er nur aus vier bis sieben Zellen besteht, deren jede 30 bis 40 Kerne enthalten kann. Guignard hat speziell *Cicer* einer eingehenden embryologischen Untersuchung unterzogen und nachgewiesen, daß diese Gattung sich ebensosehr durch die Ausbildung des Suspensors, der aus zahlreichen einkernigen Zellen besteht, wie durch den Besitz eines zellularen, bei Reife persistierenden Endosperms von den übrigen Vicieen unterscheidet. Dagegen schließt sie sich in der Ausbildung der Nebenzellen und in der Persistenz des Endosperms den Phaseoleen und Dalbergieen, in der Form der Drüsen den Dalbergieen allein an. Da diese Tribus in embryologischer Hinsicht, wie z. B., was die Entwicklung des Suspensors betrifft, noch nicht untersucht wurde, ist ein Vergleich momentan nicht möglich, doch dürfte dieser, wie sich vermuten läßt, die Übereinstimmung mit *Cicer* und daher wohl einen Beweis für ihre nahe Verwandtschaft ergeben. Über *Abrus* liegen keinerlei embryologische Befunde vor, doch hat Streicher auf das von den Vicieen abweichende anatomische Verhalten dieser Gattung hingewiesen. Wenn die bisherigen

histologischen Untersuchungen auch unzureichend und lückenhaft sind, so läßt sich doch auch schon allein auf Grund der embryologischen Resultate behaupten, daß die Vicieen viel stärker abgeleitet sind als die Phaseoleen und daß sie den Hedysareen und Galegeen ferner stehen dürften als diese Tribus. Ob ihre Ableitung von den Dalbergieen berechtigt ist, müssen jedoch erst gründliche, insbesonders auf embryologischem Gebiet vorgenommene Detailuntersuchungen ergeben.

Die Galegeen waren bei De Candolle mit den Genisteen, Trifolieen und Loteen s. str. zu den Loteen s. d. vereinigt, sind aber späterhin von ihnen getrennt worden. Bentham und Hooker weisen auf ihre große Übereinstimmung mit den Hedysareen, Phaseoleen und Dalbergieen hin und bringen sie auch mit den Vicieen und Genisteen in Verbindung. Taubert hebt die Verwandtschaft der Galegeen zu den Dalbergieen und Hedysareen hervor, läßt aber durch die tabellarische Anordnung auch eine Beziehung zu den Loteen vermuten, wie sie auch von Ascherson und Graebner angenommen wird.

Die Galegeen zeigen nur selten Drüsenhaare. Die Schließzellen sind nur bei *Psoralia* von zwei Nebenzellen, sonst stets von zahlreichen Nachbarzellen umgeben. Innere Sekretionsorgane finden sich nur bei den Psoralieen, die auch sonst den Dalbergieen am nächsten zu stehen scheinen. Gerbstoff tritt in der ganzen Tribus sowohl im Mesophyll als auch in der Achse verbreitet auf. Xylotomisch zerfallen sie, soweit untersucht, in zwei Gruppen, die auch auf Grund morphologischer Verhältnisse von Bentham und Hooker zusammengestellt worden sind. Die Markstrahlen sind entweder schmal, aus zweierlei Zellen aufgebaut wie bei *Psoralea*, *Indigofera* und *Amorpha*, drei Gattungen, die auch durch das Fehlen von Tracheiden ausgezeichnet sind oder sie erscheinen breit, im Tangentialschnitt nur aus einer Zellart zusammengesetzt, wie bei *Robinia*, *Sabinea* und *Wistaria*, die stets Tracheiden zur Entwicklung bringen. Diese Gattungen stimmen xylotomisch mit den Loteen überein, während sich die ganze Tribus sonst xylotomisch weder mit den Phaseoleen noch mit den Hedysareen vollkommen deckt, sondern die Merkmale in abweichender Kombination besitzt. Endosperm ist bei den Galegeen stets auch

in größerer Menge vorhanden. Der Suspensor ist, soweit untersucht, stark entwickelt und erinnert bei *Galega orientalis* an *Phaseolus*. Der Verschleimung kommt in dieser Tribus wohl auch systematische Bedeutung zu. Sie wurde bei den Coluteen, Astragaleen und Indigofereen nie gefunden.

Unter den Galegeen zeigen die Psoraleen die größte Verwandtschaft mit den Dalbergieen, da sich nur bei dieser Subtribus innere Sekretionsorgane finden und die Gattung *Psoralea* allein in der ganzen Tribus zwei Nebenzellen aufweist, sich auch in der Markstrahlbreite und dem Fehlen der Tracheiden den Dalbergieen anschließt, von diesen nur durch das Bild des Tangentialschnittes verschieden ist.

Die Trifolieen sind von De Candolle mit den Genisteen, Loteen und Galegeen zu den Loteen s. d. vereinigt, von späteren Forschern dagegen als selbständige Tribus in die Nähe der Genisteen gestellt worden. Taubert betont jedoch wieder die außerordentlich nahe Verwandtschaft dieser Triben und faßt *Ononis* als ein Bindeglied zwischen ihnen auf. Diese Gattung wurde von De Candolle noch den Genisteen eingereiht, ist aber später von Taubert ebenso wie von Bentham und Hooker zu den Trifolieen gestellt worden.

In der Struktur des Blattes erscheint die Tribus nach Fischer sehr einheitlich, nur *Ononis* weist erhebliche Abweichungen auf. Diese zeigen jedoch auch mit den Befunden bei den Genisteen keine Übereinstimmung. Drüsen sind stets vorhanden und übertreffen an Zahl sogar die Deckhaare. Sie sind mit Ausnahme von mehreren *Ononis*- und drei *Medicago*-Arten kurz gestielt. Die Deckhaare stimmen im allgemeinen mit den bei anderen Papilionaceen auftretenden Haarbildungen überein, entwickeln sich dagegen bei *Ononis* zu vier- bis achtzelligen Gebilden. Wie bei den Genisteen sind auch hier Nachbarzellen stets vorhanden. Die ganze Tribus mit Ausnahme einiger *Ononis*-Arten ist durch den Ranunculaceentypus charakterisiert, der sich sonst bei Papilionaceen niemals findet. Gerbstoff ist nur bei *Parochetus* vorhanden, Verschleimung fehlt immer, innere Sekretionsorgane gelangen hier ebensowenig wie bei den Genisteen zur Entwicklung. Xylotomisch ist nur *Ononis* untersucht, eine Gattung, die sich in der Markstrahlen-

breite und im Vorkommen von Tracheiden vollkommen der zweiten Genisteengruppe anschließt. Endosperm ist bei Reife auch stets in größerer Menge vorhanden. Der Suspensor ist verschieden, bei *Medicago falcata* ziemlich groß und langgestreckt, bei *Tetragonolobus* wenigzellig, bei *Trifolium* von wechselnder Größe, bei *Medicago* und *Trigonella* recht kräftig entwickelt. Bei *Ononis* kann dieses Organ entweder aus sieben sehr großen, eine Reihe bildenden Zellen bestehen oder nur wenige kleine Zellen aufweisen.

Diese Befunde zeigen, daß sich die Trifolieen an die zweite Gruppe der Genisteen angliedern lassen. Sie stimmen mit derselben xylotomisch, im Mangel an inneren Sekretionsorganen und Gerbstoff, ferner im Vorkommen von Endosperm bei Reife überein, unterscheiden sich von dieser Gruppe dagegen durch den ständigen Besitz von Drüsenhaaren, die sie als abgeleitete Tribus charakterisieren, da diese Haarbildung innerhalb der ganzen Papilionaceen bei den ursprünglichen Formen niemals auftritt. Ein Unterschied besteht ferner in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates, der nur bei wenigen *Ononis*-Arten ebenso wie bei vielen Genisteen den Rubiaceentypus aufweist, im allgemeinen jedoch den für Papilionaceen einzigartigen Ranunculaceentypus darstellt. Auf diese Weise nimmt *Ononis* in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates wohl eine Zwischenstellung zwischen den Genisteen und Trifolieen ein, unterscheidet sich aber andrerseits von beiden Triben durch die Ausbildung der Deck- und Drüsenhaare und durch den einreihigen Suspensor. Da die Untersuchungen sich in xylotomischer Hinsicht nur auf die Gattung *Ononis* beschränken und ein Vergleich mit den anderen Trifolieen nicht möglich war, so fällt damit eine Reihe der günstigsten Merkmale fort, die zur Klärung der systematischen Stellung dieser Gattung dienen könnten.

Die Dalbergieen sind zuerst an das Ende des Systems gestellt worden und vereinigten eine große Zahl systematisch ungeklärter Formen. Von De Candolle sind sie mit den Vicieen und Phaseoleen zu den *Sarcolobae* vereinigt worden, Bentham und Hooker betonen ferner ihre nahe Verwandtschaft mit den Sophoreen, Galegeen und Hedysareen, von Taubert wurde

ihre große Übereinstimmung mit den Galegeen und Hedysareen hervorgehoben.

In histologischer Hinsicht nimmt diese Tribus eine ausgesprochene Zwischenstellung zwischen den Sophoreen und Phaseoleen ein. Wie bei einer Sophoreenart und zahlreichen Caesalpiniaceen finden sich auch hier bei *Dipteryx, Pterodon, Hecastophyllum tomentosum* und *Pterocarpus tinctorius* Verdickungsleisten der Schließzellen, die sonst bei keiner Papilionacee beschrieben worden sind. In der Ausbildung schmaler Markstrahlen und im Fehlen von Tracheiden stimmen sie mit den meisten Sophoreen und allen Dalbergieen überein und schließen sich, was das Bild der Markstrahlen im Tangentialschnitt betrifft, den Phaseoleen an. Mit Ausnahme zweier Gattungen, *Platymiscium* und *Enchresta*, gelangen, ebenso wie bei vier naheverwandten Sophoreen und allen Phaseoleen, zwei Nebenzellen zur Ausbildung. Innere Sekretionsorgane, die sich bei zwei Sophoreen und vielen Phaseoleengattungen finden, kommen sehr häufig, und zwar in zwei verschiedenen, durch Übergänge verbundenen Formen vor. Die eine Form dieser Sekretionsorgane wurde außer bei den Dalbergieen nur bei *Anthyllis* und *Millettia* festgestellt, deren nahe Verwandtschaft mit den Dalbergieen Weyland, durch dieses Verhalten angeregt, behaupten konnte. Während Gerbstoff in den Sophoreen auf drei zusammengehörige Gattungen und einige *Swartzia*-Arten beschränkt ist, findet er sich bei Dalbergieen in der Achse schon häufiger, tritt jedoch im Mesophyll auch hier niemals auf, ist dagegen bei den Phaseoleen sowohl in der Achse als auch im Mesophyll verbreitet. Drüsenhaare, die bei den Podalyrieen noch vollkommen fehlen, bei den Phaseoleen dagegen ausnahmslos vorhanden sind, finden sich bei den Dalbergieen als Artmerkmal, und zwar in einer mit den Phaseoleen übereinstimmenden Form. Verschleimung ist als Gattungsmerkmal bei den Dalbergieen ebenso wie bei den Phaseoleen vorhanden und findet sich auch ohne alle Ausnahme bei vier Gattungen der Sophoreen. Endosperm kann bei Reife vorhanden sein oder fehlen. Da die Sophoreen in dieser Hinsicht noch wenig untersucht sind, ist ein Vergleich verfrüht. Die Phaseoleen haben bei

Samenreife nur wenig oder überhaupt kein Endosperm, schließen sich also in dieser Hinsicht den Dalbergieen an.

Während De Candolle die Hedysareen den Loteen s. d. entgegenstellt, sprechen Bentham und Hooker ihnen eine deutliche Beziehung zu den Loteen s. d. und den Galegeen zu. Diese Forscher haben auch die Verwandtschaft der Tribus zu den Galegeen festgestellt, während von Taubert später ihre Verbindung mit den Dalbergieen nachgewiesen wurde.

Eine Betrachtung der anatomischen Verhältnisse zeigt vor allem sehr mannigfaltige und charakteristisch geformte Haarbildungen. Die Deckhaare der Hedysareen weisen zum Unterschiede zu allen anderen Papilionaten eine vielzellige Basis auf. Hakenhaare, die sich sonst nur bei den Phaseoleen wiederfinden, sind für die ganzen Desmodieen, mit Ausschluß von *Lespedeza* und zweier Gattungen von fraglicher Zugehörigkeit, nämlich *Cranocarpus* und *Hallia*, charakteristisch. Zottenhaare, die sonst bei den Papilionaceen vollkommen fehlen, sind bei sechs Äschynomeneen, bei *Adesmia* und zwei Stylosantheen vorhanden. Drüsenhaare finden sich nur bei Desmodieengattungen. Gerbstoff ist in dieser Tribus häufig, er findet sich sowohl im Mesophyll als auch in der Achse, und zwar in verschiedener, für die Verwandtschaftskreise charakteristischen Verteilung. Während er innerhalb der Achse im Mark bei allen Subtriben auftritt, findet er sich im Weichbast nur bei Coronilleen, Euhedysareen und allen Desmodieen mit Ausschluß von *Cranocarpus*, endlich zwischen den primären Bastfaserbündeln außer bei *Alhagi* bei allen Euhedysareen und einigen anderen Gattungen verschiedener Subtriben. Die Schließzellen sind meist von zahlreichen Nachbarzellen umgeben, nur die Desmodieen und vier nahe verwandte Äschynomeneen, nämlich *Sömmeringia*, *Smithia*, *Geissapis* und *Discolobium* weisen ebenso wie einige Stylosantheen zwei Nebenzellen auf. Die Markstrahlbreite beträgt bei allen Äschynomeneen mit Ausschluß von *Amicia* ebenso wie bei *Adesmia* und den Stylosantheen nur eine Zelle und unter neun untersuchten Gattungen der Desmodieen weist nur *Uraria* manchmal eine über 1 bis 2 Zellen hinausgehende Breite auf. Anders verhalten sich dagegen die Coronilleen und

Euhedysareen, da in der erstgenannten Subtribus von vier untersuchten Gattungen zwei eine größere Markstrahlbreite, außerdem noch eine derselben eine keilförmige Verbreiterung zeigt, ferner von den vier bearbeiteten Euhedysareen eine Gattung mehrzellige Markstrahlen und drei Gattungen keilförmige Verbreiterung besitzen. Sekretlücken finden sich nur bei zwei Äschynomeneen und den Stylosantheen. Endosperm ist bei den Hedysareen stets, manchmal auch in großer Menge vorhanden. Der Suspensor ist sehr verschieden ausgebildet, manchmal sehr groß, wie bei *Hedysarum coronarium* und *Coronilla*, manchmal kurz, aus 16 Zellen aufgebaut, wie bei *Onobrychis petraea*, oder aus 13 Zellen, wie bei *Arachis hypogaea*. Tracheiden sind bei den Hedysareen ebenso wie bei den Loteen und einem Teil der Galegeen stets vorhanden, während sie den Dalbergieen und Phaseoleen sowie einem Teil der Galegeen fehlen. Das Auftreten der Verschleimung scheint bei den Hedysareen ebenso wie bei den Galegeen von systematischer Bedeutung zu sein. Sie findet sich bei den ganzen Äschynomeneen mit Ausschluß der Gattung *Amicia*, einer *Zornia* und zahlreichen *Poiretia*-Arten, ferner bei den Adesmieen und Stylosantheen, während sie den Coronilleen, Euhedysareen und Desmodieen vollständig fehlt. Diese große Konstanz in dem Verhalten ganzer Subtriben erscheint gewiß sehr auffällig und dürfte wohl von systematischem Wert sein.

Eine Einordnung der anatomischen Befunde in die auf Grund morphologischer Resultate ausgesprochenen Verwandtschaftsverhältnisse zeigt, daß sich diese Beziehungen auch anatomisch klar ausdrücken und daß sich in manchen ungeklärten Fällen auch ein Hinweis für die genauere Erkenntnis der Zusammenhänge gewinnen läßt. Die Hedysareen erscheinen nicht als einheitliche Gruppe. Vor allem zeigen die Desmodieen ein abweichendes Verhalten, da sie von der ganzen Tribus allein zwei Nebenzellen, Drüsen und Hakenhaare, die sich sonst nur bei den Phaseoleen finden, aufweisen. Diese Subtribus weist schmale Markstrahlen auf und zeigt, mit Ausschluß von *Hallia*, die auch sonst vielfach abweicht, stets Verschleimung. In all diesen Merkmalen stimmt sie mit den Phaseoleen überein, die gleichfalls durch das konstante Auf-

treten zweier Nebenzellen und durch den Besitz von Drüsen, ferner ebenso durch das Vorkommen von Hakenhaaren, die sich bei den Papilionaceen sonst nicht finden, wie durch den Besitz schmaler Markstrahlen und als Gattungscharakter auftretender Verschleimung charakterisiert sind.

Ein wichtiger Unterschied zwischen den Phaseoleen und Desmodieen besteht jedoch darin, daß die ersteren nur Gefäße, die letzteren Gefäße und Tracheiden aufweisen. Auch das Bild der Markstrahlen im Tangentialschnitt und die Endospermmenge bei Samenreife ist verschieden. Während die Gruppe der Vicieen und Phaseoleen im reifen Samen entweder überhaupt kein Endosperm oder nur eine sehr geringe Menge desselben aufweist, findet es sich bei den Hedysareen, Loteen und Galegeen fast ausnahmslos, und zwar oft auch in großer Menge vor. Entsprechend ihrer näheren morphologischen Verwandtschaft zeigen Coronilleen und Euhedysareen auch anatomisch nähere Beziehungen zu den Loteen. Sie besitzen ebenso wie diese Tribus weder Drüsen noch Zottenhaare, entwickeln eine verschiedene Zahl von Nachbarzellen und zeigen niemals Verschleimung. Als einziges gemeinsames positives Merkmal erscheinen die bei den beiden genannten Subtriben verhältnismäßig häufige Ausbildung breiterer Markstrahlen. Während jedoch die anatomische Übereinstimmung der Desmodieen klar hervortritt, bedarf das Bestehen einer anatomischen Beziehung zwischen den beiden Hedysareensubtriben und den Loteen noch der Bestätigung. Vogelsberger hat auf Grund seiner anatomischen Untersuchung auch einige Stellungsänderungen innerhalb der Hedysareen vorgeschlagen. So will er *Cranocarpus* von den Desmodieen zu den Stylosantheen versetzen, obwohl diese Gattung zum Unterschied zur genannten Subtribus keine verschleimten Epidermiszellen besitzt und dieses Merkmal für die Hedysareen von großer systematischer Bedeutung ist. Doch stimmt *Cranocarpus* im Vorkommen der Zottenhaare und des im Weichbast auftretenden Gerbstoffes, ferner im Fehlen von Drüsenhaaren und in der Ausbildung zweier Nebenzellen mit den Stylosantheen überein. Vogelsberger hat auch ferner wegen des Vorkommens von Sekretzellen und eigenartiger Gerbstoffzellen in Begleitung

der Nerven auf die isolierte Stellung von *Hallia* innerhalb der Desmodieen hingewiesen. Ein näherer Vergleich zeigt tatsächlich, daß sich diese isolierte Stellung auch in dem Fehlen der Drüsen und Hakenhaare, die sonst allen Desmodieen außer *Lespedeza* und *Cranocarpus* zukommen, in einer größeren Markstrahlbreite und in dem Fehlen der Verschleimung ausdrückt. Die Gattung *Zornia* will Vogelsberger auf Grund der anatomischen Verhältnisse von den Stylosantheen zu den Äschynomeneen stellen und innerhalb derselben wegen des Vorkommens schizogener Sekretlücken in die Nähe von *Poiretia* und *Amicia*. Doch dürfte die Stellung von *Amicia* selbst nicht so sicher sein, da diese Gattung als einzige unter allen Äschynomeneen breite Markstrahlen und unverschleimte Epidermiszellen besitzt.

Die Loteen sind von De Candolle mit den Genisteen, Trifolieen und Galegeen vereinigt, doch später von ihnen getrennt worden. Während Bentham und Hooker ebenso wie Taubert ihre nahe Verwandtschaft zu den Hedysareen, und zwar insbesondere zu den Coronilleen betonen, werden sie von Ascherson und Graebner den Galegeen am nächsten gestellt. Über ihre Beziehungen zu den ursprünglicheren Formen liegen dagegen keinerlei Angaben vor und auch die tabellarische Anordnung in der Aufzählung der Gruppen gibt keineswegs ein Bild der vermuteten Verhältnisse. Wenn nämlich Bentham und Hooker ebenso wie Taubert die Loteen den Trifolieen folgen lassen, so kann dies ebensowohl eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu den Trifolieen als zu den Genisteen bedeuten, da eine eindimensionale Anordnung die nähere Verwandtschaft zweier Entwicklungsreihen, wie diejenigen der Loteen und Trifolieen zu den Genisteen auch nur auf diese Weise auszudrücken vermag.

Anatomisch sind die Loteen durch das Fehlen von Drüsenhaaren, die nur bei *Securigera* auftreten, durch eine wechselnde Zahl von Nebenzellen, durch breite Markstrahlen, deren Tangentialschnitt nur einerlei Zellen aufweist und durch das vollkommene Fehlen von Tracheiden charakterisiert. Endosperm ist immer in mäßiger Menge vorhanden, nur die Gattung *Anthyllis* vereinigt in dieser Hinsicht Extreme, indem einzelne Arten sehr

geringe, andere große Mengen an Nährgewebe aufweisen. Der Suspensor ist nur bei *Anthyllis* untersucht und erscheint mäßig, aus wenigen großen Zellen zusammengesetzt. Innere Sekretionsorgane gelangen, soweit untersucht, nur bei *Anthyllis* zur Ausbildung, und zwar in Form der von Klammerzellen eingeschlossenen Sektretmassen, die sonst nur für Dalbergieen beschrieben worden sind. Gerbstoff tritt im Mesophyll sowohl wie in der Achse häufig auf, Verschleimung ist dagegen niemals beobachtet worden. Diese Zusammenstellung ergibt, daß sich bei den Loteen einerseits Merkmale, wie Gerbstoffgehalt und zahlreiche Nachbarzellen finden, die sich durch xerophytische Lebensweise erklären ließen, daß ihnen aber andrerseits Verschleimung wieder vollständig fehlt. Wie immer der genaue Standort der Formen auch sein mag, so erscheint die Auswahl dieser Merkmale doch jedenfalls von großer systematischer Bedeutung.

Ein anatomischer Vergleich der Loteen mit ursprünglicheren Triben zeigt, daß sie sich einerseits der zweiten Gruppe der Genisteen, andrerseits den Dalbergieen anschließen und daß ihre Ursprungsstelle gewissermaßen zwischen diesen beiden Triben zu suchen sein dürfte. Mit den Genisteen haben sie das Fehlen von Drüsenhaaren, die wechselnde Zahl von Nebenzellen, die breiten Markstrahlen, das Vorkommen von Tracheiden und den Endospermgehalt bei Samenreife gemein. Den Dalbergieen wieder schließen sie sich durch den Besitz der eigenartigen, für diese Tribus charakteristischen interzellularen Sekretbehälter und den Gerbstoffgehalt an, der jedoch, entsprechend einer augenscheinlichen Entwicklungstendenz, bei allen abgeleiteteren Triben der Papilionaceen mit Ausschluß der Vicieen vorhanden ist. Xylotomisch unterscheiden sich die Loteen jedoch von den Genisteen durch das Bild der Markstrahlen im Tangentialschnitt, ein Merkmal, in dem sie sich wieder den Phaseoleen anschließen. Verschleimung, die bei den Loteen stets fehlt, ist bei der zweiten Genisteengruppe auch nur als Artmerkmal, bei den Phaseoleen als Gattungs- oder Artcharakter vorhanden. Im Endospermgehalt schließen sich die Loteen wohl den Genisteen an, deren zweite Gruppe ebenso wie die Loteen selbst stets Endosperm führen, während dieses unter

den untersuchten Dalbergieen nur bei drei Gattungen vorhanden ist. Was die vermutete Verwandtschaft der Loteen zu den Galegeen betrifft, so kommt sie auch anatomisch im seltenen Vorkommen von Drüsenhaaren, in der wechselnden Zahl von Nachbarzellen, in dem ständigen Besitz von Endosperm bei Reife und in der vollständigen xylotomischen Übereinstimmung mit den Gattungen *Robinia*, *Sabinea* und *Wistaria* zum Ausdruck. Die Beziehung der Loteen zu den Hedysareen findet wohl auch ihre anatomische Bestätigung, dürfte aber erst bei eingehender histologischer Untersuchung eine Erklärung erfahren. Bis jetzt läßt sich mit Sicherheit nur behaupten, daß die Desmodieen den Loteen am fernsten stehen dürften, während andrerseits die nächsten Beziehungen zu Euhedysareen und Coronilleen zu bestehen scheinen.

Obwohl die Papilionaceen noch nicht genügend untersucht sind und diese Arbeit außerdem noch mit dem großen Mangel zu kämpfen hatte, daß die Verhältnisse des Vorkommens der untersuchten Arten nicht bekannt waren und daher der systematische Wert bestimmter Merkmale für einzelne Formenkreise nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden konnte, so ergeben sich doch Beziehungen, die in Verbindung mit den auf anderen Wegen gefundenen systematischen Resultaten manche Hinweise für bestehende Verwandtschaftsverhältnisse liefern dürften. Jedenfalls aber hat es sich bei dieser Arbeit nur um einen Versuch gehandelt, welcher der Fortführung und Nachprüfung auf Grund umfassenden Materials bedarf.

Die anatomischen Untersuchungen ergeben, daß die Sophoreen keine einheitliche Gruppe darstellen, daß sich vor allem drei Gattungen, die auch morphologisch nahe verwandt sind, xylotomisch durch den Besitz von Tracheiden und durch das Auftreten breiter Markstrahlen von den anderen unterscheiden. Diese Formen stimmen auch im Mangel an Gerbstoff und in der Verschleimung überein und schließen sich, was den Besitz mehrerer Nachbarzellen betrifft, an die zweite Gruppe der Genisteen an, welcher sie auch xylotomisch entsprechen. Die anderen Sophoreen weisen dagegen schmale Markstrahlen auf, besitzen manchmal Sekretbehälter, zwei Nebenzellen und Gerbstoff in der Achse und

entwickeln ferner nie Tracheiden. Sie stimmen daher histologisch mit den Dalbergieen und Podalyrieen überein, deren Verwandtschaft auch auf Grund morphologischer Verhältnisse festgestellt wurde. Embryologisch sind die Formen noch zu wenig untersucht, um einen Vergleich möglich zu machen. Zwischen diesen beiden Sophoreengruppen bilden *Edwardsia* und *Sweetia* in xylotomischer Hinsicht ein Bindeglied.

Mit den Dalbergieen erscheinen die Sophoreen auch durch den gemeinsamen, ganz isolierten Besitz von Haaren mit bulböser Basis und durch die bei einzelnen Gattungen und Arten auftretenden, mit Verdickungsleisten ausgestatteten Schließzellen verbunden, die sich sonst bei Papilionaceen nicht finden. Von den Sophoreen läßt sich zu den Phaseoleen eine Entwicklungsreihe beobachten. Dies kommt in der Vermehrung der Drüsenhaare, in der Steigerung des Gerbstoffgehaltes, in der zunehmenden Ausbildung zweier Nebenzellen, in der Reduktion des Endosperms, in der gleichmäßigen Ausbildung schmaler Markstrahlen und im Fehlen der Tracheiden zum Ausdruck. Dagegen dürfte die große Zahl der inneren Sekretionsorgane bei den Dalbergieen gegenüber dem vollkommenen Fehlen dieser Bildung bei den Phaseoleen wohl für eine selbständige Weiterentwicklung der Dalbergieen nach erfolgter Abzweigung sprechen.

Mit den Vicieen dürften die Phaseoleen trotz ihrer morphologischen Übereinstimmung nicht direkt, sondern eher durch Vermittlung der Dalbergieen verwandt sein. Dies drückt sich auch darin aus, daß *Cicer*, eine ursprüngliche Gattung, die gleichen langgestielten Drüsenhaare ausbildet, wie sie sich bei Dalbergieen, niemals aber bei Vicieen und Phaseoleen finden, obwohl die beiden Tribus durch das konstante Vorkommen von Drüsen charakterisiert sind. Dieser Hinweis auf vermutliche Verwandtschaftsbeziehungen bedarf jedoch erst der Bestätigung durch eingehende Detailuntersuchungen. Jedenfalls aber zeigt sich zwischen den Vicieen und Phaseoleen eine Reihe bedeutender histologischer Unterschiede. Von größter Wichtigkeit erscheinen hier die embryologischen Untersuchungen. Durch diese wurde festgestellt, daß die Vicieen nur nucleares Endosperm und einen mächtigen Suspensor aufweisen, der bloß aus

4 bis 7 Zellen besteht, deren jede über 30 Kerne enthalten kann. Die Phaseoleen entwickeln dagegen stets zellulares Endosperm und einen aus zahlreichen einkernigen Zellen bestehenden Suspensor. *Cicer* stimmt als einzige Gattung der Vicieen mit den Phaseoleen überein. Trotzdem kann dies keinen Hinweis auf die Notwendigkeit einer Ableitung der Vicieen von den Phaseoleen bilden, da die Dalbergieen, was aus dem häufigen Vorhandensein eines zellularen Endosperms bei Reife geschlossen werden kann, das gleiche Verhalten zeigen dürften. Während die Phaseoleen stets zwei Nebenzellen ausbilden, finden sich bei den Vicieen mit Ausnahme einiger *Lens-*, *Lathyrus-* und *Cicer*-Arten mehrere Nachbarzellen vor. Gerbstoff, der bei den Dalbergieen im Mesophyll fehlt, in der Achse als Gattungs- oder Artmerkmal vorkommt, bei den Phaseoleen sowohl im Mesophyll als auch in der Achse häufig ist, tritt unter den Vicieen überhaupt nur in der Achse von *Abrus* auf. Xylotomisch stimmen alle drei Triben, soweit untersucht, überein, dagegen fehlen die bei den Dalbergieen so häufigen Sekretionsorgane den Vicieen und Phaseoleen vollständig. Dieses Verhalten würde sich am leichtesten durch eine sehr frühe Abzweigung der beiden Triben von den Dalbergieen erklären lassen.

Die Podalyrieen sind durch das konstante Fehlen von Drüsenhaaren als ursprüngliche Papilionaceentribus kenntlich und schließen sich in dieser Hinsicht den Sophoreen und Genisteen an, mit denen sie auch die wechselnde Zahl von Nachbarzellen und das Bild der Markstrahlen im Tangentialschnitt gemeinsam haben. Innere Sekretionsorgane, die sich unter den Sophoreen nur bei zwei Gattungen, bei den Genisteen niemals finden, fehlen auch ihnen vollkommen. Verschleimung und Gerbstoff finden sich nur bei Gattungen der nördlichen Hemisphäre. Im Fehlen der Tracheiden und im Vorkommen schmaler Markstrahlen schließen sie sich einer Gruppe der Genisteen und den meisten Sophoreen an.

Die Genisteen erscheinen anatomisch, was das beinahe ausnahmslose Fehlen von Drüsen, Gerbstoff und inneren Sekretionsorganen, ebenso was die Ausbildung mehrerer Nachbarzellen betrifft, als sehr einheitlich, zerfallen jedoch xylotomisch

in zwei Gruppen, deren Zusammengehörigkeit auch morphologisch bereits festgestellt wurde.

Die erste dieser beiden Gruppen ist durch schmale Markstrahlen und das Fehlen der Tracheiden gekennzeichnet und schließt sich in dieser Hinsicht den Podalyrieen an, erscheint jedoch, was den Gerbstoffgehalt betrifft, keineswegs einheitlich, da sie Formen umfaßt, die den für Genisteen maximalen Endospermgehalt besitzen und andere, wie *Lupinus*, die überhaupt kein Endosperm aufweisen. Es erscheint jedoch möglich, daß innerhalb dieser xylotomisch-morphologischen Gruppe auf Grund der embryologischen Verhältnisse Entwicklungsreihen festgestellt werden können. Die zweite xylotomische, durch das Vorhandensein von Tracheiden und durch das Vorkommen breiter Markstrahlen charakterisierte Gruppe der Genisteen schließt sich in dieser Hinsicht an *Cladrastis*, *Ammodendron* und *Sophora* vollständig an.

Die Trifolieen, die sich morphologisch den Genisteen anreihen, lassen sich auf Grund der bei *Ononis* festgestellten Verhältnisse auch anatomisch den Genisteen, und zwar ihrer zweiten xylotomischen Gruppe angliedern, mit der sie in der Ausbildung von Tracheiden und breiten Markstrahlen übereinstimmen. Da die Gattung *Ononis* jedoch morphologisch eine Ausnahmsstelle einnimmt und sich auch anatomisch in der Form der Deck- und Drüsenhaare von den anderen Trifolieen unterscheidet, ferner in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates eine Zwischenstellung zwischen den Genisteen und Trifolieen einnimmt, so ist eine verallgemeinernde Aussage über das Verhalten dieser Tribus vor Anstellung genauer Detailuntersuchungen nicht möglich.

Die Loteen, Hedysareen und Galegeen scheinen ebenso wie die Dalbergieen, Phaseoleen und Vicieen eine gemeinsame Entwicklungsreihe darzustellen. Diese Reihe dürfte etwa zwischen den Dalbergieen und Genisteen ihren Ursprung haben.

Von diesen Triben scheinen die Loteen einen der zweiten Genisteengruppe sehr naheliegenden Seitenzweig darzustellen, während die Galegeen sowohl wie die Hedysareen den Dalbergieen und Phaseoleen näher stehen. Eine zweidimensionale, flächenhafte Darstellung dieser Verwandtschaftsbeziehungen

kann jedoch den bestehenden Verhältnissen wohl nicht ganz gerecht werden, da sowohl die Psoralieen unter den Galegeen als auch die Desmodieen unter den Hedysareen den Dalbergieen, respektive den Phaseoleen sehr nahe stehen, was nur aus einer dreidimensionalen Abbildung zu ersehen ist. Die Loteen stimmen im Fehlen der Drüsenhaare und in der Ausbildung mehrerer Nachbarzellen, ferner im Besitz breiter Markstrahlen und Tracheiden mit den Genisteen überein, schließen sich jedoch durch die bei *Anthyllis* auftretenden, sonst nur bei Dalbergieen festgestellten eigentümlichen Sekretionsorgane, durch das Markstrahlbild im Tangentialschnitt und den Gerbstoffgehalt den Dalbergieen an. Was die Endospermmenge betrifft, stimmen sie mit beiden Triben überein. Ein Vergleich der Suspensoren ist bisher noch nicht möglich, da die Dalbergieen diesbezüglich noch nicht untersucht sind.

Die Galegeen sind durch die seltene Ausbildung von Drüsenhaaren und durch das ständige Vorkommen von Endosperm charakterisiert. Innere Sekretionsorgane und die Ausbildung zweier Nebenzellen sind nur für die Psorolieen beobachtet worden, die sich auch manchmal in der Entwicklung von Drüsenhaaren und Tracheiden ebenso wie in der Ausbildung schmaler Markstrahlen den Dalbergieen, respektive den Phaseoleen anschließen. Xylotomisch zerfallen sie in zwei auch morphologisch zusammengehörige Gruppen, deren eine, welche die Gattungen *Robinia*, *Wistaria* und *Sabinea* umfaßt, mit den Loteen übereinstimmt.

Die Hedysareen erscheinen histologisch nicht einheitlich. Was ihre verwandtschaftlichen Beziehungen betrifft, läßt sich auf Grund der bisherigen Untersuchungen nur feststellen, daß die Desmodieen den Phaseoleen am nächsten stehen. Diese Subtribus allein ist durch die Ausbildung von Drüsenhaaren und durch das Vorkommen zweier Nebenzellen charakterisiert und zeigt vor allem in den Hakenhaaren eine Epidermisbildung, die sich unter allen Papilionaceen nur bei den Phaseoleen wiederfindet. Über ihre Beziehung zu den Loteen läßt sich weniger leicht urteilen, doch scheinen hier, soweit man augenblicklich schließen kann, die Euhedysareen und Coronilleen die größte Verwandtschaft zu zeigen.

Nach dieser Darstellung der aus dem Vergleich der anatomischen Verhältnissen ableitbaren systematischen Beziehungen, die ebensowohl wie die versuchte Charakteristik der Triben einer Nachprüfung auf Grund umfassenden Materials bedürfen, erübrigt nur mehr ein Vergleich der Papilionaceen mit den Mimoseen und Caesalpiniaceen.

Die Mimoseen und Caesalpiniaceen unterscheiden sich anatomisch von den Papilionaceen durch die Ausbildung der Deckhaare, die im Gegensatz zu den dreizelligen Papilionaceenhaaren aus einer Zelle gebildet sind. Diesen beiden Unterfamilien ist auch der Besitz leiterformiger Gefäßperforationen eigentümlich, während die Papilionaceen stets einfache Perforationen aufweisen. Von größerer Bedeutung scheint wohl auch die Tatsache zu sein, daß Tracheiden sich bei den Mimoseen niemals, bei den Caesalpiniaceen nur sehr selten finden; durch diesen Befund erscheint die Ausbildung der Tracheiden bei der zweiten Genisteengruppe, den Loteen, Trifolieen, Hedysareen und manchen Galegeen von um so größerer systematischer Bedeutung. Ebenso auffällig erscheint die Entwicklung breiter Markstrahlen bei drei Sophoreen, der zweiten Gruppe der Genisteen, bei *Ononis,* den Loteen, Hedysareen und einigen Galegeen, in Anbetracht dessen, daß bei den anderen Papilionaceen, den ganzen Mimoseen und den meisten Caesalpiniaceen schmale Markstrahlen auftreten. Während sich Drüsenhaare bei den Mimoseen stets, bei den Caesalpiniaceen nur selten finden, zeigen die Papilionaceen, was ihre Verteilung betrifft, eine große Mannigfaltigkeit, indem sie den Podalyrieen und Loteen vollkommen, den Genisteen mit Ausschluß einer einzigen Gattung, den Hedysareen bis auf eine Tribus stets fehlen, bei den Dalbergieen, Galegeen und Desmodieen selten zu finden sind, bei den Phaseoleen und Vicieen dagegen sogar ausnahmslos auftreten. Diese Verteilung dürfte wohl auch zeigen, daß diese Haarbildung für die Papilionaceen eine Neuerwerbung darstellt. Während die Schließzellen der Mimoseen mit Ausnahme einiger *Accacia*-Arten von zwei Nebenzellen umgeben sind, werden von den Caesalpiniaceen ebenso wie von den Papilionaceen öfter mehrere Nachbarzellen entwickelt. Von systematischer Bedeutung dürfte wohl auch das Vorkommen von Verdickungsleisten der Schließ-

zellen sein, die sich unter den Mimoseen vielfach, und zwar namentlich bei den Phyllodineen finden, als briefkuvertartige Verdickungen auch bei den Caesalpiniaceen, sonst nur bei wenigen Sophoreen und Dalbergieen auftreten. Endosperm fehlt den Mimoseen zur Zeit der Samenreife stets, ist dagegen auffallenderweise bei den Caesalpiniaceen immer, oft sogar als collenchymatisches Gewebe vorhanden und findet sich auch bei bestimmten Familien der Papilionaceen, während es anderen wieder ausnahmslos fehlt. Sehr auffällig erscheint auch die Verteilung des Suspensors, der bei den Mimoseen niemals vorkommt, auch bei den Caesalpiniaceen überhaupt nicht oder nur als Rudiment auftritt, bei den Papilionaceen dagegen, soweit untersucht, stets vorhanden ist und auch bedeutende Dimensionen erreicht.

Es kann sich hier schon deshalb nicht darum handeln, etwas Abschließendes über die Beziehungen der drei Unterfamilien auszusagen, weil sie keineswegs im gleichen Umfange bearbeitet sind, indem die Befunde bei den Mimoseen und Caesalpiniaceen sehr zurücktreten und noch nicht genügen. Es ist daher nur möglich, auf einige Tatsachen hinzuweisen, die vielleicht von besonderer systematischer Bedeutung sind. Vor allem erscheint es auffällig, daß die morphologische Zwischenstellung der Caesalpiniaceen auch histologisch zum Ausdrucke kommt. Dies ist z. B. aus der Verteilung der Tracheiden zu ersehen, die bei den Mimoseen vollkommen fehlen, bei den Caesalpiniaceen noch selten, bei den Papilionaceen bereits häufig sind und sich hier auch gerade bei zusammengehörigen Formenreihen, wie den Loteen, Trifolieen, Hedysareen und der zweiten Gruppe den Genisteen fast ausnahmslos finden. Vor allem drückt sich die systematische Zwischenstellung der Caesalpiniaceen jedoch in der Ausbildung des Suspensors aus, der den Mimoseen stets fehlt, bei den Caesalpiniaceen selten und auch dann nur rudimentär auftritt, bei den Papilionaceen jedoch ausnahmslos, und zwar auch oft in mächtiger Entwicklung erscheint. In der Ausbildung leiterförmiger Gefäßperforationen und einzelliger Deckhaare stimmen dagegen die Mimoseen und Caesalpiniaceen überein und stehen gemeinsam den Papilionaceen gegenüber, die runde Gefäß-

perforationen und ausnahmslos einzellige Deckhaare aufweisen. Auffallend erscheint ferner die häufige Verstärkung, die das Endosperm durch Umbildung in ein collenchymatisches Gewebe im reifenden Samen der Caesalpiniaceen erfährt, da dies gegenüber der auf Grund anderer Merkmale vermuteten Zwischenstellung dieser Unterfamilie doch auch auf eine selbständige Weiterentwicklung schließen lassen dürfte.

	Mimoseen	Caesalpiniaceen	Papilionaceen
Gefäßperforationen ...	leiterförmig	=	rund
Tracheiden	0	0 oder selten	0 oder vorhanden
Markstrahlen.....	schmal	meist schmal	schmal—breit
Deckhaare	einzellig	=	dreizellig
Drüsenhaare	immer	selten	0 oder vorhanden
Nachbarzellen	2 (Accacienarten ∞)	$2-\infty$	$2-\infty$
Endosperm bei Reife..	0	parenchymatisch oder collenchymatisch	0 oder vorhanden
Suspensor	0	0 oder rudimentär	immer, auch sehr groß

Es soll nunmehr zum Schlusse zwecks leichterer Übersicht ein Bild der systematischen Beziehungen gegeben werden, wie es sich auf Grund der bisherigen histologischen Befunde darstellen dürfte. Die Sophoreen erscheinen bezüglich dieser Merkmale nicht einheitlich, sondern zerfallen in zwei durch Übergänge verbundene Gruppen. An die eine derselben dürften sich, wie auch von Bentham und Hooker bereits behauptet wurde, die Dalbergieen anschließen, die den Ausgangspunkt der Phaseoleen und Vicieen bilden, nach deren Abzweigung jedoch wahrscheinlich noch

eine Weiterentwicklung erfahren haben. Mit den Sophoreen erscheinen, wie auch sonst allgemein vermutet, die Podalyrieen nahe verwandt. Insbesondere läßt der histologische Vergleich eine Übereinstimmung mit der ersten Gruppe der Sophoreen erkennen. Ebenso wie die Sophoreen dürften auch die Genisteen in zwei xylotomisch scharf geschiedene, auf Grund anderer Merkmale jedoch verbundene Gruppen zerfallen, deren eine sich den Podalyrieen, deren andere sich im Sinne Bentham und Hooker's den Sophoreen, und zwar ihrer zweiten histologischen Gruppe anschließt. Man kann hier jedoch wohl nicht von einer polyphyletischen Entwicklung der Genisteen im eigentlichen Sinne sprechen, da alle diese Formen außerordentlich nahe verwandt sind und die Ursprungsstellen der beiden Genisteengruppen einander daher sehr nahe liegen. Die Genisteen selbst, und zwar ihre zweite histologische Gruppe bildet ihrerseits wieder den Ausgangspunkt für die Trifolieen, deren nahe Zugehörigkeit auch von Ascherson und Graebner bereits vermutet worden ist. Zwischen die Genisteen und Dalbergieen muß man wohl die Ursprungsstelle der Galegeen, Hedysareen und Loteen in dem Sinne verlegen, daß die Loteen den Genisteen, die beiden anderen Formenreihen ziemlich gleichartig den Phaseoleen genähert erscheinen, wobei einerseits die Psoralieen, andrerseits die Desmodieen das Bindeglied bilden.

Die vorliegende Untersuchung beabsichtigte die histologischen Befunde für phylogenetische Zwecke zu ordnen, um eine große Anzahl von Merkmalen, die bisher für die schwierige Erkenntnis der Papilionatenphylogenie noch völlig unausgenutzt waren, einer solchen Betrachtung zugänglich zu machen. Da die Arbeit mit dem großen Hindernis zu kämpfen hatte, daß die Verhältnisse des Vorkommens der untersuchten Arten nicht bekannt waren, daß außerdem die histologischen, und zwar insbesondere die embryologischen Befunde doch

Übersicht über die Verteilung der verwendeten Merkmale.

Zu Seite 1146.

Abkürzungen:
Dr. = Drusen.
NZ. = Nebenzellen, respektive Nachbarzellen.
Tr. = Tracheiden.
Verschleimung = Verschleimung der Epidermis.
Inn. Sekr. Org. = Innere Sekretionsorgane.

Sophoreae

Dr. 0
Innere Sekretionsorgane bei 2 Gattungen
NZ. { ∞ / 2 bei 4 Gattungen.
Verdickungsleisten der Schließzellen bei einer *Sweetia*-Art.
Gekerbtrandige Schließzellen bei einer *Diplotropis*-Art
Gerbstoff { im Mesophyll 0 / in der Achse bei 8 Gattungen und einigen Arten incl 9. Gattung
Markstrahlen { schmal aus zweierlei Zellen; Tr. 0 / breit » » » Tr. vorhanden.
Endosperm im Reifestadium 0 oder vorhanden.
Verschleimung der Epidermiszellen bei 4 Gattungen.

I. Gruppe.

Innere Sekretionsorgane bei *Myroxylon* und *Myrospermum*.
NZ. 2 bei { *Dalhousia* / *Ormosia* / *Bowdichia* / *Dypsoltropis* und manchen *Sweetia*-Arten.
Gerbstoff in der Achse bei { *Ormosia* / *Bowdichia* / *Dipoltropis* / *Sweetia*-Arten.
Tr. 0 bei { *Virgilia* / *Dalhousia* / *Calpurnia* / *Ormosia* / *Dypsoltropis* / *Bowdichia* / *Myrospermum* / *Myroxylon*.
Endosperm im Reifestadium { 0 *Ormosia* / vorhanden bei *Virgilia* / *Calpurnia*.

II. Gruppe.

Inn. Sekr. Org. 0.
NZ. ∞
Gerbstoff in der Achse 0.
Tr. vorhanden bei { *Cladrastis* / *Ammodendron* / *Sophora* / *Sweetia*.
Markstrahlen breit bei { *Cladrastis* / *Ammodendron* / *Sophora* / *Sweetia*.
Endosperm 0 bei { *Gourlea* / *Edwardsia* / *Sophora*-Arten.

Dalbergieae

Dr. selten, Artmerkmal.
Inn. Sek. Org. { Schizogene Sekreträume bei 6 Gattungen und einer Art einer 7. Gattung / Klammerzellen bei { *Lonchocarpus* / *Derris*-Arten.
NZ. immer (mit Ausschluß von 2 Gattungen) 2.
Verdickungsleisten der Schließzellen bei { *Dipteryx* / *Hecastophyllum lonchocarpum* / *Pterodon* / *Pterocarpus luteorius*
Gerbstoff { im Mesophyll 0 / in der Achse als Gattungs- und Artmerkmal
Markstrahlen schmal, aus einerlei Zellen, Tr. 0.
Endosperm { bei 8 Gattungen vorhanden / » 3 » 0.
Verschleimung Gattungscharakter.

Podalyrieae

Dr. 0.
Inn. Sekr. Org. 0
NZ. 2, 3, 4, 5.
Gerbstoff { in der nördlichen Hemisphäre 0 / in der südlichen Hemisphäre vorhanden.
Markstrahlen schmal, aus zweierlei Zellen, Tr. 0.
Endosperm im Reifestadium immer vorhanden.
Verschleimung { in der nördlichen Hemisphäre 0 / in der südlichen Hemisphäre bei Arten aller Gattungen

Genisteen

Dr. 0.
Inn. Sekr. Org. 0.
NZ. { 3 bis 7 / bei *Priorityopsis* 2.
Gerbstoff nur bei *Hypocalyptus* vorhanden.
Markstrahlen { breit, aus zweierlei Zellen, Tr. vorhanden. / schmal, aus zweierlei Zellen; Tr. 0.
Endosperm im Reifestadium 0 — viel.
Verschleimung der Epidermiszellen { Artmerkmal / bei *Argyrolobium* immer / bei *Lupinus* niemals.

II. Gruppe

Markstrahlen breit.
Tr. vorhanden
Endosperm wenig viel.

I. Gruppe

Markstrahlen schmal.
Tr. 0.
Endosperm bei { *Lupinus* 0 / *Cytisaria* / *Argyrolobium* / *Hovea* / *Goodia* } viel / 0.

Loteen

Dr. 0.
Inn. Sekr. Org. Klammerzellen bei *Anthyllis*.
NZ. verschieden.
Gerbstoff verbreitet.
Markstrahlen breit, aus einerlei Zellen, Tr. vorhanden.
Endosperm im Reifestadium { mäßig / bei *Anthyllis* schwach oder stark
Verschleimung 0.

Trifolieen

Dr. immer.
Inn. Sekr. Org. 0.
NZ. 3 bis 4.
Gerbstoff 0.
Markstrahlen ziemlich breit; Tr. vorhanden
Endosperm im Reifestadium vorhanden.
Verschleimung 0

Psoralieen
Dr vorhanden.
Inn. Sekr. Org. vorhanden.
NZ. 2.
Markstrahlen schmal; Tr. 0.

Desmodieen
Dr. bei einigen Gattungen.
NZ. 2.
Hakenhaare.

Galegeen

Dr. selten (in bestimmten Spezies weniger Gattungen).
Inn. Sekr. Org. nur bei den Psoralieen.
NZ. { ∞ / bei *Psoralea*—*Millettia* 2.
Gerbstoff verbreitet { im Mesophyll / in der Achse.
Markstrahlen schmal, aus zweierlei Zellen; Tr. 0 { *Psoralea* / *Indigofera* / *Amorpha*.
» breit, aus einerlei Zellen; Tr. vorhanden { *Robinia* / *Sabaea* / *Westiaea*
Endosperm im Reifestadium immer vorhanden, auch sehr viel.
Hakenhaare nur bei *Barbieria*.
Verschleimung 0.

Hedysareen

Dr. nur bei Desmodieen.
Inn. Sekr. Org. bei 2 Aeschynomeneen, bei 1 Stylosanthee.
NZ. 3, 4, bei Desmodieen 2.
Gerbstoff verbreitet { im Mesophyll / in der Achse.
Markstrahlen schmal, aus zweierlei Zellen, Tr. vorhanden.
Endosperm im Reifestadium fast immer vorhanden, auch sehr viel.
Hakenhaare unter den Desmodieen.
Verschleimung { bei allen Stylosantheen, / bei allen Adesmieen, / bei vielen Aeschynomeneen.

Vicieen

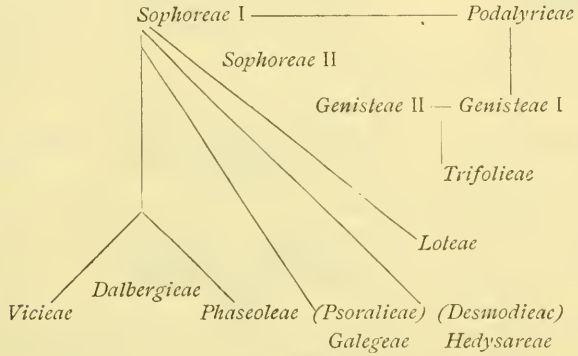
Dr. immer.
Inn. Sekr. Org. 0
NZ. { 3 bis 4 / 2
Gerbstoff (nur in der Achse von *Abrus*) sonst 0.
Markstrahlen ? Tr. 0?
Endosperm 0? (da nur nuclear).

Phaseoleae

Dr. immer (wenn nicht auf dem Blatte, so auf Knospe, Kelch oder Achse).
Inn. Sekr. Org. 0.
NZ. immer 2.
Gerbstoff { in der Achse { bei 3 Subtriben immer, / sonst meist Gattungs- und selten Artmerkmal. / im Mesophyll { bei 1 Subtribus immer, / sonst Gattungs- und Artmerkmal.
Markstrahlen schmal, aus einerlei Zellen; Tr. 0.
Endosperm im Reifestadium wenig oder 0.
Hakenhaare bei { 3 Glycineengattungen / und Arten anderer Gattungen.
Verschleimung Gattungs- oder Artmerkmal

noch nicht ausreichen, so können die phylogenetischen Konsequenzen, zu welchen sie selbst mit Hilfe des Vergleiches der auf Grund morphologischer Merkmale gewonnenen Resultate gelangt, nur einen Versuch darstellen, welcher der Nachprüfung bedarf.

Versuch einer graphischen Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen.



	Drüsenhaare	Spaltöffnungsapparat	Gerbstoff
Sophoreen	0	NZ. meist ∞, nur 4 Gattungen haben 2 NZ.	im Mesophyll 0, in der Achse meist 0
Podalyrieen	0	NZ. 2, 3, 4, 5 verschieden, Typus 0 oder Cruciferen- oder Rubiaceentypus	in der N-Hemisphäre 0, in der S-Hemisphäre in Arten aller Gattungen
Genisteen	0	NZ. 2, 3, 4, 5, 7, meist Typus 0, selten Annäherung an Rubiaceen- oder Cruciferentypus	0 nur bei *Hypocalyptus*
Trifolieen	immer	NZ. 3 bis 4 Ranunculaceentypus; 2 Rubiaceentypus bei einigen *Ononis*-Arten	0 nur bei *Parochetus*
Loteen	0	NZ. in verschiedener Zahl, nie bestimmter Typus	immer
Galegeen	sehr selten	NZ. ∞, nur eine Gattung hat 2	∞
Hedysareen	auf Gattungen beschränkt	NZ. 3, 4 Rubiaceentypus, 2 bei Desmodieen	∞
Vicieen	∞	NZ. 3, 4 { kein besonderer Typus / Rubiaceentypus } bei *Cicer Lens, Lathyrus*	0
Phaseoleen	∞	NZ. immer 2, Rubiaceentypus	∞
Dalbergieen	selten	NZ. immer 2 (bis 2 Gattungen) Rubiaceentypus	im Mesophyll 0, in der Achse vorhanden

Innere Sekretionsorgane	Markstrahlenbreite, Vorkommen von Tracheiden	Hakenhaare
kommen vor	breit, Tr. vorhanden schmal, Tr. 0, 1 bis 2 Zellen	0
0	schmal, Tr. 0, weniger als 3	0
0, nur bei *Goodia*	schmal, Tr. 0, 1 bis 2, breit, Tr. vorhanden, bis 30	0
0	breit, Tr. vorhanden, bis 8 (nur *Ononis* ist untersucht)	0
Anthyllis ähnlich den Dalbergieen	± breit, Tr. vorhanden, 3 bis 6 Zellen	0
bei allen Gattungen im Subtribus Psoralieen	schmal, höchstens 3, Tr. 0 breit, bis zu 10 Z., Tr. vorhanden	0 (wenn *Barbiera* zu den Desmodieen gestellt wird)
kommen vor	schmal, Tr. vorhanden, bis zu 4 Zellen, *Lespedeza* hat 6 Zellen	bei der Subtribus der Desmodieen (bis 3 Gattungen)
0	?	0
0	schmal, Tr. 0, bis zu 4 Zellen	bei allen Arten der Gattungen *Centrosoma*, *Periandra*, *Clitoria*, bei einigen Arten der Gattungen *Canavalia* und *Phaseolus*
sind vorhanden	schmal, Tr. 0, selten mehr als 3 Zellen	0

Literaturverzeichnis.

Ascherson P. et Graebner P., Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 6. Bd., 2. Abt., 1906 bis 1910.

Bentham G. et Hooker J. D., Genera Plantarum, London 1862 bis 1867.

Bruyne De C., Le sac embryonnaire de *Phaseolus vulgaris*. Bull. ac. roy. Belg. 1906.

Bürkle R., Vergleichende Untersuchungen über die innere Struktur einiger Blätter und anderer Assimilationsorgane bei einigen australischen Podalyrieen. Fünfstück. Beitr. z. wiss. Bot., IV, 1901.

Candolle De A., Prodromus. Vol. II, Paris 1825.

Chalon J., La graine des Légumineuses, 1875.

Coester K., Anatomische Charakteristik der Mimoseen. Diss. Erlangen und München, 1894.

Cohn G., Vergleichend-anatomische Untersuchungen von Blatt und Achse einiger Genisteengattungen aus den Subtribus der Crotalarieen. Bentham et Hooker. Beihefte z. Bot. Centr., X, 1901.

Coulter J. M. et Chamberlain C. J., Morphology of Angiosperms. New-York und London, 1903.

Debold R., Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Phaseoleen. Diss. München 1892.

Dellien F., Über die systematische Bedeutung der anatomischen Charaktere der Caesalpinieen. Diss. Erlangen 1892.

Fischer G., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattes bei den Trifolieen. Diss. Erlangen 1902.

Fritsch F. E., The Use of anatomical Characters for systematic Purposes. New Phytologist. 1903.

Fusczkó M., Anatomie, Entwicklung und Biologie der Papilionatae. Bot. Cent. 1910.

Guignard L., Recherches d'embryogénie végétale comparée. 1ère mém.: Légumineuses. Ann. Sci. Nat. Bot. VI, T. XII, 1881.

Hegelmaier M. A. N., Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. Botanische Zeitschr., 1880.

— Untersuchungen über die Morphologie des Dicotylen-Endosperms. Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol Germ. Nat. Cur. 1887.

Hofmeister W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 1849.

Holfert J., Die Nährschicht der Samenschalen. Flora 1890, Bd. LXXIII.

Hübner P., Vergleichende Untersuchungen über die Blatt- und Achsenstruktur einiger australischer Podalyrieengattungen. Beihefte z. Bot. Centr., XI, 1902.

Joennicke, Beiträge zur anatomischen Systematik der Papilionaceen. Wigand's botanische Hefte, I, 1885.

Jönsson B., Om embryosäckens utreckling hos Angiospermerna. Lund. Univ. Årsskrift, 1879 bis 1881.

Köpff F., Über die anatomischen Charaktere der Dalbergieen, Sophoreen und Swartzieen. Diss. Erlangen 1892.

Ledoux, Essais sur la régéneration expérimentale des feuilles chez les Légumineuses. Ann. d. Scienc. Nat. Bot. VIII, T. 18, 1903.

Levy L., Untersuchungen über Blatt- und Achsenstruktur der Genisteengattungen *Aspalathus* und einiger verwandter Genera. Beihefte z. Bot. Centr., X, 1901.

Nadelmann H., Schleimendosperme der Leguminosen. Pringsh. Jahrb. 1890, 21. Bd.

Pellegrin F., Recherches anatomiques sur la classification des Genêts et des Cytises. Ann. d. Scienc. Nat. Bot. IX, T. 7, 1908.

Prenger A., Systematisch-anatomische Untersuchungen von Blatt und Achse bei den Podalyrieengattungen der nördlichen Hemisphäre und des Kapgebietes sowie bei den vier australischen Podalyrieengattungen *Brachysema*, *Oxylobium*, *Chorizema* und *Mirbelia*.